АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXVII
ВЫП. 6

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА ★ 1958

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ZOOLOGICHESKY ZHURNAL

ОСНОВАН АКАД. А. Н. СЕВЕРЦОВЫМ

1958

ТОМ XXXVII ИЮНЬ **ВЫПУСК 6**

СОДЕРЖАНИЕ

Арнольди К. В. и Гиляров М. С. Почвенная фауна средиземноморских местообитаний Северо-Западного Кавказа и ее значение для их характеристики . . . 801
Мельников Г. Б. и Лубянов И. П. Формирование зоопланктона и донной фауны Симферопольского водохранилища в Крыму . . . 820
Су Дэ-лон. Реакции Oncomelania hupensis на свет . . . 832
Яшнов В. А. Происхождение видов Calanus finmarchicus s. l. . . . 838
Залесский Ю. М. Морфо-функциональные причины складывания крыльев у древнекрылых насекомых . . . 845
Рузаев К. С. Материалы по биоэкологии скосаря турецкого . . . 855
Тимофеев М. А. Экологическое значение муравьев при борьбе с сусликами с помощью зерновых приманок . . . 866
Никитина И. А. Роль надглоточного и подглоточного ганглиев в инстинкте завивки кокона у шелкопрядов . . . 875
Букирев А. И. и Усольцев Э. А. К истории ихтиофауны бассейна реки Камы . . . 884
Мажуга П. М. Некоторые морфо-функциональные особенности кровеносных сосудов млекопитающих и птиц . . . 899
Рустамов А. К., Сухинин А. Н., Щербина Е. И. Численность и размножение хищных птиц и лисицы в связи с численностью грызунов в Южной Туркмении . . . 917
Красовский Л. И. и Троицкий Г. А. Особенности осеннего питания рябчиков в год неурожая ягод . . . 926
Шилова С. А., Троицкий В. Б., Мальков Г. Б., Белькович В. М. Значение подвижности лесных мышевидных грызунов в распределении клещей Ixodes persulcatus P. Sch. в очагах весенне-летнего энцефалита . . . 931

Краткие сообщения

Милославская Н. М. Новые тепловодные моллюски в фауне Восточного Мурмана . . . 939
Шлугер Е. Г. и Соснина Е. Ф. О находке нового для фауны СССР вида — Gahrliepia (Schoengastiella) ligula (Radford, 1946), (Acariformes, Gahrliepiinae) . . . 942

(См. продолж. на 3-й стр. обложки)

Адрес редакции:
Москва Б-64, Подсосенский пер., д. 21
Издательство Академии наук СССР
Редакция «Зоологического журнала»

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1958, том XXXVII, вып. 6



ПОЧВЕННАЯ ФАУНА СРЕДИЗЕМНОМОРСКИХ МЕСТООБИТАНИЙ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КАВКАЗА И ЕЕ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ ИХ ХАРАКТЕРИСТИКИ

К. В. АРНОЛЬДИ и *М. С. ГИЛЯРОВ*

Лаборатория почвенной зоологии Института морфологии животных Академии наук СССР (Москва)

1. ВВЕДЕНИЕ И ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА

Природа Черноморского побережья Северо-Западного Кавказа давно привлекала внимание исследователей. Интерес этот вызван в значительной степени тем, что Западный Кавказ в целом характеризуется лесной мезофитной природой, которая находит свое наиболее яркое выражение в Колхиде. В то же время северный отрезок побережья от начала Кавказского хребта южнее Анапы до района Михайловского перевала к югу от Геленджика резко выделяется своим ксерофитным характером: здесь господствуют сухие дубовые и можжевельниковые редколесья, сосновые леса и не лесные растительные формации сухого средиземноморского типа. Такой не обычный для Западного Кавказа характер растительности связан с особенностями орографии, геологического строения и климата района. Невысокие (до 900 *м* над ур. м.) горные хребты (Маркотх, Коцегур), вытянутые с северо-запада на юго-восток, отделяют район Черноморского побережья от соседних мезофитных лесных областей Кавказа.

Хребты сложены из верхнемеловых и третичных известняков и сланцевых мергелей, местами — из цементных известняков. Основное направление склонов к морю — юго-западное.

Климатические условия района в общем довольно типичны для Средиземноморья: лето относительно сухое, зима более влажная и довольно мягкая.

По общим климатическим показателям климат района близок к более типичному средиземноморскому климату южного берега Крыма. Об этом можно судить из табл. 1.

Таблица 1

Сравнительная характеристика климатических условий Северо-Западного Кавказа и южного берега Крыма (по В. П. Малееву, 1931)

Город	Средняя т-ра воздуха				Общее колич. осадков	Распределение осадков в %			
	весна	лето	осень	зима		весна	лето	осень	зима
Новороссийск	10,9	22,8	14,0	3,9	688	21,5	21	24,5	33
Геленджик	11,7	22,5	16,0	5,2	700	26,0	24	25,0	35
Ялта	10,9	22,6	14,0	4,7	545	19,0	21	26,0	34

Однако для описываемого участка побережья Кавказа характерны, в отличие от Крыма, очень сильные северо-восточные ветры. В теплую половину года они иссушают почву и растительность, зимой же сопровождаются резким падением температуры, иногда ниже —20°. Эти местные особенности климата придают природе более суровые черты, сравнительно с типичными средиземноморскими районами, что ясно отражено в растительном и животном мире. Так, например, на Северо-Западном Кавказе отсутствуют столь характерные средиземноморские растения, произрастающие в Крыму, как Arbutus andrachne L., Cistus tauricus Presl. или животные вроде скорпионов рода Euscorpio, муравьев Aphaenogaster splendida Rog. и т. д.

Вместе с тем, южная экспозиция склонов, способствующая их прогреванию, высокая дренажная способность выветривающихся известняков и водопроницаемость фор-

мирующихся на них почв в условиях относительно невысокого количества выпадающих осадков определяют создание микроклиматических условий, обеспечивающих существование ксеротермофильных организмов и широкое распространение растительных формаций средиземноморского характера. Положительные температуры и нередко устойчивая теплая погода зимних дней обеспечивают (хотя и с перерывами, вызываемыми северо-восточными ветрами) активную жизнь многих растений и животных в зимний период. Эта черта присуща, как известно, средиземноморской природе.

Основные растительные группировки или формации средиземноморского типа описываемого участка Черноморского побережья следующие: 1) сухие дубовые редколесья Quercus pubescens W.; 2) кустарники типа шибляка с Paliurus spina Christi Mill., Carpinus orientalis Mill. и Quercus pubescens (по-видимому, вторично, на месте сведенных дубовых лесов); 3) леса или редколесья из древовидных можжевельников (в основном Juniperus excelsa MB.); 4) леса из пицундской сосны Pinus pithyusa Stev.; 5) формации из мелких кустарничков и травянистых растений типа «фриганы» на известняках и крутых южных склонах.

В флористическом и геоботаническом отношениях этот район относительно хорошо изучен и растительные сообщества довольно детально описаны.

Отмечалось, что многие не эндемичные виды растений имеют разорванные ареалы и встречаются также в Крыму, на Балканах или в Малой Азии, а некоторые, считавшиеся эндемичными, обнаружены на Балканском п-ове или в Малой Азии: многие эндемики (например, Seseli ponticum Lipsky) имеют родичей на Балканском п-ове. В. П. Малеев (1931), характеризуя особенности Крымско-Новороссийского ботанического района, выделенного еще Н. И. Кузнецовым (1909), отмечает, что сходство описываемого района с Южным Крымом более сказывается в растительности, чем во флоре, и определяется не столько историческими причинами, сколько сходством современных естественно-исторических условий. Однако и этот автор, как и многие его предшественники, склоняется к тому, что ряд средиземноморских сухолюбивых обитателей рассматриваемого района представляет собой реликтовые элементы. Общий же характер и распределение растительности на побережье Северо-Западного Кавказа очень близки к имеющим место на Балканском п-ове (ср. Стоянов, 1924—1925) в районах, пограничных со средиземноморской частью, а также весьма сходны с отношениями, наблюдаемыми в Южном и Восточном Крыму.

Имеются обстоятельные работы (Липский, 1891; Малеев, 1931; Поварницын, 1940) по характеристике растительности изучаемого района, опубликованы также, хотя и довольно разноречивые, описания местных почв (Шульга, 1926; Захаров, 1928; материалы в книге «Природные условия Северо-Западного Кавказа», 1952), однако в литературе нет ни одной сколько-нибудь полной и общей работы по животному миру побережья Северо-Западного Кавказа. Лишь в отдельных работах зоологов и зоогеографов приводятся, обычно отрывочные и неполные, сведения по интересующей нас фауне (Сатунин, 1910; орнитологические работы и т. д.); чаще всего исследователи ограничивались узкими группами животных, большей частью также с целью зоогеографического районирования (B. P. Uvarov, 1921; Пузанов, 1938, и др.). В специально посвященной интересующему нас району работе И. И. Пузанова (1938) по птицам также рассматривается, главным образом, давно уже обсуждавшийся в литературе вопрос о характере связи крымской и кавказской фаун. Но сколько-нибудь полных и подробных сведений по беспозвоночным животным района, а тем более по его почвенному населению, в литературе нет.

Изучение почвенной фауны, как показано многими исследователями, может не только дать ценный материал для характеристики почвенных условий и служить для них хорошим критерием (Гиляров, 1949, 1956), но и помочь в выяснении истории и географических отношений территории (Арнольди, 1949; Гиляров и Арнольди, 1957; H. Franz, 1952).

В связи с изложенным мы поставили себе задачу исследовать почвенную фауну участков на Северо-Западном Кавказе, занятых растительностью средиземноморского типа, с целью дать краткие почвенно-зоологические характеристики и попытаться осветить вопросы генезиса почв этих участков.

Были изучены численность отдельных групп беспозвоночных и соотношение видов в пределах группы с учетом их экологических и зоогеографических характеристик.

Основной метод работы — взятие почвенных проб размером в 1 $м^2$ и тщательная разборка почвы по слоям тут же в полевых условиях. В 1954—1956 гг. таких проб было взято: в шибляке — пять, на распаханном участке шибляка — три, в сосновом лесу — 10, в дубовых лесах — пять, в можжевельниках — три. Кроме того, проводился учет населения самого поверхностного слоя почвы (главным образом, лесной подстилки) на небольших, но более многочисленных площадках в 0,25 $м^2$; сборы производились также под камнями; они дали хороший материал по почвенной фауне в сухих условиях.

Дополнительно, для выявления взрослой фазы насекомых, имеющих почвенных личинок, практиковалось кошение энтомологическим сачком и другие способы сбора [1].

Переходя к изложению результатов наших исследований, мы отметим в общем, что полученные нами материалы по фауне наземных беспозвоночных побережья Северо-Западного Кавказа позволяют дать относительно полные характеристики изучаемых нами природных биологических группировок и сопоставить их с соседними районами Кавказа, а также с южным берегом Крыма. Ряд характерных крымских насекомых (и растений), считавшихся эндемичными для Крыма, обнаружен нами и на Северо-Западном Кавказе. В то же время яснее стали различия крымских и западнокавказских группировок растений и животных (биоценозов). Эти различия в основном сводятся к довольно широкому внедрению в ксероморфные в целом группировки Черноморского побережья Северо-Западного Кавказа мезофильных беспозвоночных кавказского или колхидского лесного типа. С другой стороны, заметно и проникновение на побережье некоторых более или менее широко распространенных степных животных.

Для южного берега Крыма это явление не характерно, но широко наблюдается в Восточном Крыму.

В целом фауна беспозвоночных изучаемого отрезка кавказского побережья носит ксероморфный средиземноморский характер, хотя включает в значительном количестве кавказские мезофильные, а также степные гемиксерофильные виды.

2. ЛЕС ИЗ ПИЦУНДСКОЙ СОСНЫ PINUS PITHYUSA

В качестве примера приморских сосняков нами изучен сосновый лес из Pinus pithyusa Stev. (вид, чрезвычайно близкий к P. Brutia Ten. из Южной Италии и Крита, близкий также к крымской P. Pallasiana Lamb. [2]), растущий на приморских известково-сланцевых склонах и склонах небольших ущелий в окрестностях Джанхота (12 *км* южнее Геленджика). Почва под этим лесом маломощная, мелкоземный слой порядка 30 *см*, причем часто уже с глубины 10 *см*, а повсеместно с глубины 20 *см*, начинает преобладать щебенка известкового сланца. Мелкоземный верхний слой почвы (0—10 *см*), лежащий непосредственно под подстилкой, темно-серый, зернистый, глубже переходящий в комковатый. Энергичное вскипание почвы с кислотой, указывающее на обилие в ней извести, прослеживается с самой поверхности. Часто мелкоземный слой пронизан известковым псевдомицелием.

Слой мертвой подстилки, состоящей в основном из игол сосны, мощный, иногда достигающий толщины около 8 *см*.

Маломощные, богатые гумусом и хорошо оструктуренные почвы — типично муллевые, формирующиеся на мергелистых известняках, рассматриваются с давних пор как рендзины. Такая рендзина под сосновым лесом аналогична «Taugelrendsina», описанной Кубиеной (W. Kubiena, 1943), и может быть охарактеризована как переходная к «Braunrendsina» — аналогу буроземa на известняке. В коллективной сводке «Природные условия Северо-Западного Кавказа» (1952) эти почвы отнесены к коричневым (по И. П. Герасимову).

Сходные почвы были нами отмечены на известняке мыса Мартьян в Южном Крыму (Гиляров, 1947).

Сосновые леса из Pinus pithyusa ботаники рассматривают как одну из наиболее древних растительных формаций района (Малеев, 1931). В то же время черты средиземноморской природы в сосняках Джанхота находят особенно яркое выражение, повидимому, в связи с тем, что отроги гор и узкие ущелья довольно хорошо защищают

---

[1] В обработке сборов принимали участие Е. В. Боруцкий (Москва) — Oniscoidea; Б. Фолкманова (Брно) и отчасти И. Доброрука (Прага) — Chilopoda; Х. Ломандер (Гетеборг) — Diplopoda; П. В. Матекин (Москва) — Gastropoda; Т. С. Перель при участии И. И. Малевича (Москва) — Lumbricidae. Личинки Malthodes даны по идентификации Ван Эмдена (Лондон). Часть Curculionidae определена Л. В. Арнольди (Ленинград), Heteroptera — А. Н. Кириченко (Ленинград). В обработке ботанических материалов принял участие И. С. Косенко (Краснодар). Сборы и раскопки проводились при участии Г. Ф. Курчевой, Ю. Б. Бызовой, Т. С. Перель, И. Х. Шаровой и студентов-практикантов Московского государственного педагогического института. Всем перечисленным коллегам авторы приносят свою искреннюю признательность.

[2] Pinus pithyusa, несомненно, древний элемент флоры Кавказа; он обнаружен И. В. Палибиным в отложениях нижнего плиоцена в районе Гудаут. В настоящее время эта сосна распространена также на побережье Малой Азии (Малеев, 1938).

от губительных норд-остов растительный и животный мир приморского сосняка. Наиболее теплолюбивые из встречающихся вообще в описываемом районе виды животных и растений обнаружены именно здесь. Примерами могут служить орхидея Comperia taurica Koch (до недавнего времени считавшаяся эндемичной для Южного Крыма и найденная позже в Малой Азии) или муравей Euponera ochracea Mayr — чисто средиземноморский вид, обитающий в СССР лишь на южном берегу Крыма и в лежащей далеко к югу Колхиде.

В сосняках Джанхота [В. А. Поварницын (1940) выделяет несколько типов] имеются чисто сосновые, почти мертвопокрывные участки большой полноты, главным образом, по крутым склонам ущелий, чаще же это — светлый лес (полнота 0,3—0,4 и меньше) с обильным подлеском из Quercus pubescens W., Juniperus rufescens Link., Cotinus Coggygria Scop., местами — Colutea cilicica Boiss et Bal., Rhus coriaria L., кустарнички Genista patula MB., Jasminum fruticans L. В травянистом покрове встречаются Brachypodium pinnatum (L.) P. B., Aristella bromoides (L.) Bertol., Phloeum Michelii All., Poa sterilis MB., Festuca sulcata Hack., Melica transsilvanica Schur., Carex cuspidata Host. бобовые Psoralea bituminosa L., Coronilla scorpioides C. Koch., C. emeroides Boiss et Sp., Dorycnium intermedium Led., Medicago cretacea MB., Argyrolobium calycinum (MB) Jaub et Spach и др.; бросается в глаза обилие орхидей (Anacamptis, Ophrys, Cephalanthera и др.), в большом количестве наблюдаются Campanula longistyla Fom., Anthemis tinctoria L., Stachys cretica Sibth. et Sm., виды Helianthemum, Calamintha clinopodium Benth., Polygala amoenissima S. Tam., Onosma rigidum Led., на крутых склонах — Mathiola taurica (Conti) Grossh., Euphorbia petrophila C. A. M., Seseli ponticum Lipsky, Veronica filifolia Lipsky.

Население почвы и подстилки Джанхота не богато качественно и количественно, относительно несколько более влаголюбиво сравнительно с населением можжевельников и многих участков шибляка, хотя для сосняков Джанхота и характерны, как отмечено выше, наиболее теплолюбивые растения и животные изучаемого района.

К весьма характерным насекомым сосняка в Джанхоте следует отнести обитателей сосны Buprestis (=Chalcophora) proscheki Ob., щелкунов Alaus parreyssi Stev., Elater circassicus Reitt., Adelocera punctata Herbst, а также ряд видов семейства Oedemeridae, Mycterus curculionoides L., кузнечика Isophya gracilis Mir.

Весьма обильны средиземноморские муравьи Crematogaster scutellaris schmidti Mayr, в массе заселяющие сосновые пни; заслуживают внимания редкие Proceratium (=Sysphincta), по-видимому, новый вид, и Euponera chracea Mayr.

Почвенные пробы брались на пологих склонах в более затененных местах соснового леса с обильной подстилкой из хвои, тенелюбивыми злаками и осоками Brachypodium pinnatum, Carex sp. sp., а также обычно Geranium, Dorycnium, Psoralea.

Группы животных, составляющие по данным раскопок, почвенное население, представлены в табл. 2.

Из пластинчатоусых довольно многочисленны личинки Rhizotrogus sp. (transcaucasicus Medv.?). Elateridae представлены в основном личинками Athous circumductus Men.— вида, ограниченного в своем распространении Кавказом. Из чернотелок встречаются личинки рода Cylindronotus (?C. tscherkessicus A. Bog., in litt.— ксерофил, эндемичный для Северо-Западного Кавказа) и мезофильный эндемик Северо-Западного Кавказа Laena starcki Reitt.

Из личинок Alleculidae наблюдается Mycetochara sp. Из Curculionidae в почве встречались личинки и жуки Otiorrhynchus caucasicus Stierl., Urometopus circassicus Reitt. и Urometopus, sp. n. В подстилке встречены Strophomorphus porcellus Boh. (imagines).

Из Staphylinidae найдены средиземноморские виды Astrapaeus ulmi Rossi, Staphylinus gridellii Müll., регулярно попадался Dolicaon sparsus Reitt. и ряд других мелких видов (из родов Quedius, Stenus, Tachyporus, Aleocharinae и др.), общая численность которых довольно велика. Обращает на себя внимание особенно малая численность жужелиц (представленных в основном европейским Trechus quadristriatus Schrank) и отсутствие в подстилке различных широко распространенных представителей этого семейства.

Таблица 2

Численность (на 1 м²) почвенного населения сосняка (Pinetum) близ Джанхота. Раскопки 1955—1956 гг.

Виды	1955 г.						1956 г.					
	7.V	7.V	8.V	6.VI	15.VI	среднее	28.V	30.V	5.VI	2.VII	8.VII	среднее
Coleoptera												
Rhizotrogus sp. (l,i*)	—	1	—	1	—	0,4	—	5	—	—	—	1,0
Athous sp. (circumductus ?) (l)	4	—	—	1	—	1,2	—	1	—	3	13	3,4
Elateridae sp. (p)	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	0,4
Laena starcki Reitt. (i)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	0,2
Mycetochara sp. (l)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	8	1,6
Lampyris (noctiluca?) (l)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	0,2
Malthodes sp. (l)	—	—	2	—	—	0,4	—	—	—	6	—	1,2
Curculinidae (l)	3	3	8	2	1	3,4	3	—	18	—	4	5,0
Staphylinidae (l, i)	—	1	1	—	2	0,8	6	—	4	10	10	6,0
Trechus quadristriatus Schr. (l, i)	—	—	—	—	2	0,4	—	—	—	6	—	1,2
Cicadina (l)	1	—	2	—	—	0,6	—	4	—	—	—	0,8
Heteroptera (l)	—	—	2	—	1	0,6	—	—	1	—	—	0,2
Blattoidea												
Phyllodromica polita Krauss (i)	—	—	—	1	—	0,2	—	—	—	—	—	—
Embioptera												
Haploembia solieri Ramb.	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	0,2
Thysanura												
Ctenolepisma sp.	—	—	—	2	—	0,4	—	1	—	—	—	0,2
Diplura												
Campodea	3	2	6	22	16	11,8	6	4	10	8	51	11,8
Japyx	2	1	3	14	20	8,0	5	—	19	13	9	9,6
Chilopoda												
Cryptops anomalans hirsutus Folkm.	3	3	—	1	5	2,4	—	—	—	6	4	2,0
Lithobiomorpha	1	1	2	26	33	12,6	37	11	12	19	40	23,9
Geophilomorpha	8	6	3	7	11	7,0	17	13	24	15	37	21,2
Diplopoda												
Leiosoma roseum Lign.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	12	—	2,4
Juloidea (Ascospermophora sp., Julus sp.)	—	—	—	1	1	0,4	7	6	3	2	12	6,0
Pseudoscorpiones	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4	1,4
Araneiea	—	—	2	16	7	5,0	5	—	20	15	—	8,0
Oniscoidea	1	1	—	6	22	6,0	25	56	24	52	102	56,8
Lumbricidae (ad.)	57	19	32	1	2	}	34	7	45	5	8	110,6
» (juv.)	232	41	149	35	52	62,8	29	55	212	123	58	}
» (ov.)	6					1,2	6	2	3	12	—	4,6
Enchytraeidae	52	9	—	—	1	12,4	31	14	181	38	37	30,2
Prosobranchia												
Pomatias rivulare Eichw.	3	—	2	—	—	1,0	4	—	1	5	16	5,2
Laciniaria novorossica Ret.	—	—	—	3	2		26	1	3	51	64	
Chondrula tridens Müll.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	0,2
Serrulina semilamellata Mouss.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	2	0,8
Metalimax varius Bettg.	1	—	—	1	—		1	2	24	14	32	
Другие Gastropoda	—	—	—	—	—	—	2	1	—	8	1	—

* i — имаго, l — личинка, p — куколка.

Из Homoptera встречены личинки Cicadina (вид не определен), а из Heteroptera — Eremocoris fenestratus H.—S. Очень показательно нахожде-

ние Haploembia solieri Ramb. (=H. taurica Kusn.) — вида типично средиземноморского, ранее в СССР известного только из Крыма.

Из Geophilidae в этом лесу обычны Clinopodes flavidus escherichi Att.— восточно-средиземноморский вид (Attems, 1907), заходящий и далеко в степную зону (Гиляров и Фолкманова, 1957), также восточно-средиземноморский Henia illyrica Mein.; средиземноморский H. bicarinata Mein; Brachygeophilus sukačevi Folkm. и Schizopleres giljarovi Folkm. — виды, описанные из Северо-Западного Кавказа.

Из Scolopendromorpha обычны Scolopendra cingulata Latr. и Cryptops anomalans hirsutus Folkm. — кавказская форма средиземноморского вида.

Из Lithobiomorpha в пробах встречались Lithobius forficatus L. и L. piceus (широко распространенные в Палеарктике), L. p. peregrinus Latzel (восточноевропейский, по Verhoeff, 1937), Monotarsobius verrucifer Mural. (известный с Кавказа), Из Diplopoda наиболее типичен вид Leiosoma roseum Lign.

Из собранных при раскопках мокриц был исследован 321 экз. Средиземноморский вид Chaetophiloscia hastata Verh. составил 14,3%, распространенный и в степи более ксерофильный вид Protracheoniscus giljarovi Borutz.— 19,3%, широко распространенный лесной Trachelipus rathkei B.-L.—25,9%, кавказский Trachelipus sp.— 22,7%, широко распространенный Armadillidium vulgare L.— 14,6%. Ligidium sp. и Cylisticus sp. были представлены всего одним экземпляром каждый. Интересна редкая встречаемость последнего вида, очень многочисленного в незатененных биотопах района.

Из брюхоногих в подстилке и в поверхностном слое почвы наиболее многочисленны были: из Prosobranchia — Pomatias rivulare Eichw.— вид с явно выраженным восточносредиземноморским ареалом, а из Pulmonata — Lacinaria (Euxina) novorossica Ret. — эндемик восточносредиземноморского рода.

Из других раковинных Pulmonata в пробах были найдены кавказские виды циркуммедитерранных родов Oxylinus kutaisianus Mouss. и Vitrea subeffusa Bettg., а также голарктический вид Euconulus fulvus Müll.

Слизни были представлены кавказскими видами Metalimax varius Bettg. и M. reibischi Simr.

Соотношение численности отдельных видов дождевых червей, собранных в сосновом лесу в Джанхоте, было следующим. Основную массу составлял Eophila montana Mich. (51,9%) — вид, многочисленный в буроземах Крыма и почвах, переходных от буроземов к южнобережным tèrrae rossae (Гиляров, 1949). Следующим по численности (36,4%) был Allolobophora jassyensis Mich.— вид, распространяющийся и на север в степную зону, отмеченный нами в бассейне р. Деркул.

На долю Dendrobaena handlirschi rhenani Mich.— вида, распространенного и на южном берегу Крыма, пришлось 10,9%, а крымско-кавказского, далеко идущего в степь крупного D. mariupolienis Wyss.— 0,8%.

В 1956 г., в сравнении с 1955 г., в почвенных пробах было заметно больше Lumbricidae, Enchytraeidae, Gastropoda, Oniscoidea, Lithobiidae, Staphylinidae и других более влаголюбивых групп. Это связано с тем, что лето 1956 г. было исключительно богато осадками, способствовавшими созданию условий, благоприятных для более влаголюбивых видов.

Более многочисленные (всего 88 проб) поверхностные пробы подстилки и непосредственно прилежащего слоя почвы дополняют данную выше характеристику почвенного населения. Пробы были взяты в разных участках леса и в разные сроки, но, как видно из табл. 3, они довольно однообразны. Coleoptera вообще малочисленны, в подстилке в основном обитают более мезофильные формы, в значительном количестве попадали в учет муравьи.

Численность (на 1 м²) насекомых и других беспозвоночных в сосняке (Pinetum) близ Джанхота, по данным учета из поверхностных проб

Виды	9.VII 1954	6.VI 1955	23.V 1956	28.V 1956	30.V 1956	5.VI 1956	2.VII 1956	8.VII 1956
	Число проб							
	8	10	8	10	8	8	8	8
Coleoptera								
Calathus fuscipes latus Serv.	—	0,4	—	—	—	—	—	—
C. melanocephalus L.	0,5	—	1,0	—	—	—	—	—
Trechus 4-striatus Schr.	—	—	—	—	—	0,5	0,5	—
Trechus sp.	—	—	—	—	—	—	1,0	—
Philorhizus sp.	—	—	—	0,4	—	—	—	—
Dromius linearis Ol.	—	0,4	—	—	—	—	—	—
Lampyris sp. (l)	8,0	2,8	—	0,8	—	—	—	—
Malthodes sp.	—	0,4	—	—	—	—	—	—
Staphylinus gridellii Müll.	—	—		—	—	—	—	1,0
Astrapaeus ulmi Rossi	—	1,2	2,5	—	—	—	—	—
Quedius sp.	—	—	1,0	1,2	2,0	1,0	0,5	—
Dolicaon sparsus Reitt.	0,5	—	1,5	2,0	—	—	1,5	—
Philonthus sp.	—	—	—	—	—	0,5	—	—
Oxytelini	—	—	1,0	—	—	—	—	—
Tachyporini	—	1,2	—	—	—	—	—	0,5
Astenus sp.	1,0	—	—	0,8	0,5	—	—	1,0
Tachynini	—	—	—	1,6	—	—	—	—
Stenus sp. sp.	0,5	1,2	5,0	4,8	2,5	2,0	2,0	2,5
Aleocharinae	—	1,2	5,0	—	—	—	—	1,0
Pselaphidae	7,0	—	—	1,2	2,0	3,0	—	2,5
Catops sp.	—	—	1,0	—	—	—	—	—
Clambus sp.	—	—	—	2,0	—	2,5	—	—
Ansibaris alexiiformis Reitt.	—	—	—	—	—	1,0	—	—
Laena starcki Reitt.	0,5	—	0,5	1,2	1,5	0,5	1,0	1,0
Cylindronotus sp. (l)	—	—	—	—	—	—	0,5	—
Phyllobrotica elegans Kr.	—	0,4	—	—	—	—	—	—
Rhizotrogus sp.	—	—	—	—	—	0,5	—	—
Otiorrhynchus caucasicus Stierl.	—	2,0	1,5	—	—	0,5	—	—
Urometopus circassicus Reitt.	—	0,8	—	1,6	—	5,0	1,5	—
Urometopus sp.	—	—	—	—	—	2,0	—	—
Formicidae								
Proceratium (=Sysphincta) sp.	—	0,8	—	—	—	—	—	—
Euponera ochracea Mayr	—	0,4	0,5	—	—	—	—	—
Ponera coarctata Latr.	3,0	2,8	5,0	12,0	—	4,5	6,0	5,0
Aphaenogaster subterranea Latr.	—	0,8	—	—	—	—	—	—
Solenopsis fugax Latr.	15,0	8,8	33,0	9,6	27,0	16,0	20,5	1,0
Myrmecina graminicola Latr.	1,5	—	7,0	—	—	5,0	—	1,5
Leptothorax tauricus Ruzs.	5,0	4,0	5,0	6,4	4,0	10,0	4,5	—
L. unifasciatus Latr.	—	0,8	10,0	—	2,5	—	—	5,5
L. nylanderi Först.	—	4,0	—	13,6	—	12,5	13,0	4,5
L. sp.	—	—	3,5	2,8	3,5	15,0	—	—
Tetramorium caespitum L.	—	4,0	—	5,2	5,0	3,0	8,0	4,0
T. caespitum schmidti For.	3,0	—	—	—	—	—	—	—
Crematogaster scutellaris Ol.	9,0	20,8	5,0	6,8	18,5	1,0	21,0	14,0
Tapinoma tauridis Em.	2,0	4,0	12,5	4,0	9,5	9,0	2,0	9,0
Bothriomyrmex communista Sants.	—	—	—	1,2	4,5	—	—	8,0
Plagiolepis taurica Sants.	7,5	21,2	21,5	39,2	50,0	22,5	6,5	11,0
Prenolepis nitens Em.	—	1,6	—	—	—	—	—	—
Lasius niger L.	1,5	—	1,5	1,2	4,0	1,0	11,0	6,5
L. emarginatus Ol.	1,5	—	—	5,6	—	21,0	14,0	—
L. brunneus Latr.	—	4,0	9,0	—	11,0	—	—	—
Camponotus aethiops Latr.	1,0	1,2	7,5	—	—	9,0	1,0	1,0
C. lateralis Ol.	1,0	0,8	1,0	6,0	4,5	1,0	2,5	1,5
C. piceus Leach.	1,0	4,4	1,0	0,8	—	—	0,5	—
Formica cinerea Mayr.	—	—	2,0	—	4,0	—	—	2,0
F. glebaria rubescens For.	—	2,4	—	—	—	4,0	1,5	0,5
F. gagates Latr.	—	0,8	2,5	—	—	—	—	2,0

Виды	9.VII 1954	6.VI 1955	23.V 1956	28.V 1956	30.V 1956	5.VI 1956	2.VII 1956	8.VII 1956
	Число проб							
	8	10	8	10	8	8	8	8
Heteroptera								
Metapterus linearis Costa	—	—	—	—	—	0,5	—	—
Eremocoris fenestratus H-S.	—	0,8	2,5	0,8	—	—	—	0,5
Staria lunata Hahn (l)	—	—	—	—	—	1,0	—	—
Aradus tauricus Jak. (i, l)	—	—	—	0,4	0,5	—	—	—
Eurygaster integriceps Put.	—	—	—	—	—	—	0,5	—
Neides tipularius L.	—	—	—	—	—	0,5	—	—
Blattodea								
Phyllodromica polita Krauss (i)	—	—	—	—	0,5	0,5	—	—
Ph. polita Krauss (l)	6,0	—	—	—	0,5	—	5,5	—
Ectobius lapponicus balcanicus (l)	—	0,8	—	0,4	—	—	—	—
Cicadina (l)	—	0,4	—	—	—	1,0	0,5	—
Lepidoptera (l, p)	—	1,6	—	0,8	—	0,5	1,0	1,0
Tipulidae (l)	—	—	—	—	—	1,0	—	—
Прочие Arthropoda								
Chilopoda	9,0	5,2	30,0	23,2	16,0	22,0	26,0	16,5
Diplopoda	13,0	0,8	16,0	12,0	11,0	13,5	15,0	11,0
Oniscoidea	10,0	10,8	73,0	28,4	24,0	31,0	15,5	21,0
Araneina	13,0	24,0	31,0	31,0	21,5	19,0	36,0	17,0
Pseudoscopiones	—	2,0	3,5	1,6	3,0	3,5	3,0	2,5

Соотношение крупных групп видно из табл. 4. Проявляется общая закономерность уменьшения численности беспозвоночных в течение лета от максимума весной. Это связано с иссушением хвойной подстилки и почвы летом и характерно для средиземноморских местообитаний.

Таблица 4

Численность (на 1 м²) основных групп беспозвоночных в поверхностных пробах соснового леса

Виды	9.VII 1954	6.VI 1955	23.V 1956	28.V 1956	30.V 1956	5.VI 1956	2.VII 1956	8.VII 1956
	Число проб							
	8	10	8	10	8	8	8	8
Insecta (без Formicidae)	24,0	15,6	22,5	20,0	10,0	24,0	16,0	11,0
Formicidae	52,0	87,6	127,5	114,4	148,0	134,5	110,0	76,0
Arthropoda (без Insecta)	45,0	42,8	153,5	96,8	75,5	89,0	95,5	68,0
Всего	121,0	146,0	303,5	231,2	233,5	247,5	221,5	155,0

В связи с обилием осадков и низкой температурой весны и лета 1956 г. в почве в этот период, как было указано выше, отмечено повышенное количество животных. В поверхностных пробах увеличение сказалось отчетливо, особенно за счет Formicidae, Oniscoidea, Myriapoda и Staphylinidae.

3. ЛЕСА ИЗ ДРЕВОВИДНЫХ МОЖЖЕВЕЛЬНИКОВ

Можжевеловые леса исследовались в Пенайском лесничестве между Новороссийском и Кабардинкой. Довольно крутые склоны хребта Маркотх, спускающиеся к морю, расчленены глубокими параллельными ущельями на узкие гребни из мергели-

стого известняка, образующие склоны северный и южный. Почвенный покров очень слабо развит; даже на тех склонах, где имеется мелкоземный слой, он лишь изредка достигает мощности 20 *см*. Как гребни, так и оба склона ущелий покрыты старым лесом из Juniperus excelsa MB., J. foetidissima W. и реже, обычно в виде кустарника, J. rufescens Link., J. excelsa MB, свойствен Кавказу и Крыму, известен также с Балканского п-ова (W. B. Turill, 1929), J. rufescens более широко распространен в восточном Средиземноморье. Полнота насаждения (степень смыкания крон) не велика, обычно не свыше 0,3—0,4, и фитоценоз, как правило, открытый, в целом имеет характер редколесья. Обычен тип леса Juniperetum calcareum (Поварницын, 1940). Можжевельникам сопутствуют Quercus pubescens W., Carpinus orientalis Mill., Viburnum lantana L., Rhus coriaria L., Ligustrum vulgare L., местами — характерный средиземноморский кустарник Lonicera etrusca Santi, в пределах СССР встречающийся только в этом, очень ограниченном районе Черноморского побережья. Повсюду в большом количестве встречаются Paliurus spina Christi Mill. и мелкий кустарник Jasminum fruticans L. На южных склонах злаков мало [чаще Alopecurus vaginatus Pall., Aegilops spp., Agropyrum ponticum Nevsk. (=pinifolium Nevsk.), Bromus tomentella Boiss., Melica taurica C. Koch и др.]. Весьма характерны и обильны Asphodeline taurica (Pall.) temisia caucasica W., Pterotheca Marschalliana (Rhb) Grossh., Galium humifusum Stapf, Knth.[3] и A. lutea Stev., характерны Psephellus declinatus (MB.) C. Koch., Onosma tauricum Pall., Fibigia clypeata Med., Erysimum callicarpum Lipsky, Iberis taurica D. C., Alyssum obtusifolium Stev., Scutellaria taurica Juz., Tragopogon graminifolius D. C., Artemisia caucasica W., Pterotheca Marchalliana (Rhb) Grossh., Galium humifusum Stapf, G. chersonense W., Veronica filifolia Lipsky, Campanula longistyla Fom., Xeranthemum cylindraceum Sibth. et Sm. и др.

На северных склонах можжевельников меньше (Juniperetum herbosum, по Поварницыну, 1940), обильнее Quercus pubescens W., Carpinus orientalis Mill., Cornus mas L., Sorbus torminalis (L.) Gr., Fraxinus oxycarpa W.; среди зарослей Jasminum fruticans, единично Asphodeline taurica, значительное количество злаков: Festuca sulcata Hack., Poa compressa L., P. pratensis L., Stipa pulcherrima C. Koch, Agropyrum cristatum L. Gaernt. и др.; часто встречаются Genista compacta B. Schisch., Vinca herbocea W., Geranium tuberosum L., Ornithogalum Woronowii H. Krasch., Erysimum canescens Roth, Hesperis sylvestris Crantz, Veronica peduncularis MB. Весной цветут Anemone caucasica W., Muscari leucostomum G. Wor., Tulipa Biebersteiniana R. et Sch.

Вершины гребней с особенно обильными выходами известняков имеют более резкий ксерофитный характер: группировки с Astragalus arnacanthoides Boris., A. utriger Pall., Ephedra distachya L., Iris taurica Loddig., Onosma rigidum Led., Chamaepeuce echinocephalum KC., Salvia ringens Sibthr. et Sm., Seseli ponticum Lipsky, Medicago cretacea MB. имеют сходство с фриганой.

В нижней части склонов отмечены отдельные деревья Pistacia mutica F. et M. и Pinus pithyusa Stev., выше 300—350 *м* можжевеловый лес переходит в мезофитную формацию Quercus petraea Liebl.

Население обоих склонов и тем более вершин гребней носит резко выраженный средиземноморский характер, хотя число видов, распространенных и в степной зоне, здесь также довольно значительно. По-видимому, весьма характерен, хотя и редок здесь, общий с южным берегом Крыма Carabus campestris perrini Dej., обычен Chlaenius decipiens Duft., Acinopus picipes F., Opponus sabulicola Panz., Staphylinus gridellii Müll., слоник Strophomorphus porsellus Boh.; отмечены широко распространенные в степи Zabrus spinipes F., Pedinus femoralis L.; характерны средиземноморские виды муравьев, особенно дендробионты Camponotus lateralis Ol. и Crematogaster scutellaris schmidti Mayr; многочисленны Plagiolepis taurica Sans., Bothriomyrmex communista Sans., Tetramorium caespitum schmidti For.; последние три особенно характерны для Южного Крыма.

Среди многочисленных ксерофильных и реже — мезофильных Heteroptera наиболее типичны Odontotarsus robustus Jak., Derula flavoguttata M.— R., Dyroderes umbraculatus F., Aphanosoma italicum Costa, Centrocoris spiniger F., Ancyrosoma leucogrammes Gmel., Psacasta exanthematica Scop.

Растительность и животный мир описываемых склонов, в частности более мелкоземных участков их, проявляют отдельные черты сходства с черноземными участками; для подобных рендзин это отмечено почвенными исследованиями (W. Kubiena, 1943).

Результаты почвенные раскопок, проведенных в можжевеловом лесу Пеная, представлены в табл. 5.

---

[3] По Стоянову, реликтовый ксерофил первичных степей.

Таблица 5

Численность (на 1 $м^2$) почвенных беспозвоночных в можжевеловом лесу (Juniperetum). Пенай близ Новороссийска

Виды	9.V 1955	16.VI 1955	24.V 1956	В среднем на 1 $м^2$
Coleoptera				
Rhizotrogus aequinoctialis Hbst. (l)	—	3	—	1,0
Aphodius sp. (l)	—	—	1	0,3
Malthodes sp. (l)	1	—	—	0,3
Dorcadion caucasicum Küst. (l)	—	—	1	0,3
Acinopus picipes F. (i)	1	—	—	0,3
Ophonus azureus F. (i)	1	—	1	0,7
Neuroptera				
Myrmecoleonidae (l)	—	—	1	0,3
Diptera				
Tabanidae (l)	—	—	4	1,3
Lepidoptera				
Pyralididae (l)	—	—	5	2,0
Noctuidae (p)	2	1	—	1,0
Homoptera				
Cicadidae	1	—	—	0,3
Margarodes sp.	—	—	1	0,3
Heteroptera				
Melanocoryphus superbus Poll.	—	1	1	0,7
Plinthisus hungaricus Horv.	—	—	5	1,7
Eurygaster integriceps Put.	—	—	1	0,3
Embioptera				
Haploembia solieri Ramb.	—	2	—	0,7
Blattodea				
Phyllodromic polita Krauss.	—	—	2	0,7
Diplura				
Campodea	1	—	—	0,3
Japyx	6	1	3	3,3
Chilopoda				
Scutigera muscivora (ssp)	—	—	1	0,3
Lithobius sp.	—	—	1	0,3
Monotarsobius curtipes Koch	—	—	8	2,7
Scolopendra cingulata Latr.	—	1	—	0,3
Cryptops anomalans hirsutus Folkm.	1	—	—	0,3
Brachygeophilus sukačevi Folkm.	2	—	1	1,0
Clinopodes flavidus escherichii Verh.	6	—	1	2,3
Schizopleres giljarovi Folkm.	—	—	5	1,7
Henia illyrica Mein.	6	—	1	2,3
Oniscoidea	4	5	62	23,7
Gastropoda-Pulmonata:				
Chondrula tridens Müll.	—	—	2	0,7
Theba samsunensis L. Pfr.	—	—	3	1,0
Lumbricidae				
Dendrobaena handlirschi rhenani Mich.	—	1	2	1,0

В почве можжевелового леса, наряду с очень типичными средиземноморскими видами, такими, как Haploembia solieri Ramb. или Phyllodromica polita Krauss, встречено большое количество видов насекомых средиземноморского характера, распространяющихся также далеко в глубь степной зоны. Таковы Rh. aequinoctialis Herbst, Dorcadion caucasicum Küst.— виды, не менее характерные для степей юго-востока, чем для Кавказского побережья.

Слабое затенение сказывается и в наличии таких форм, как личинки Myrmecoleon.

В комплексе Chilopoda в почвах можжевелового леса найдены как восточносредиземноморские элементы (также частично проникающие в Предкавказские степи) — Scolopendra cingulata Latr., Henia illyrica Mein, так и виды, известные только с Кавказа, преимущественно из лесов: Brachygeophilus sukačevi Folkm., Cryptops anomalans hirsutus Folkm., сухолюбивые Scutigera muscivora ssp., а также виды, широко распространенные и в степной полосе юго-востока СССР — обычный в естественных и искусственных лесах степной зоны Monotarsobius curtipes Koch (вид восточноевропейский) или проникающий до Сталинградской области Clinopodes flavidus escherichii Verh.

Мокрицы представлены в основном типично средиземноморскими Chaetophiloscia hastata Verh., эндемичными представителями Trachelipus sp., восточносредиземноморскими Cylisticus sp. Встречается и обычный в степной зоне P. giljarovi Borutz., а также более влаголюбивый Ligidium sp., в гнездах Messor — Platyarthrus schöbli B.—L.

Из моллюсков отмечены кавказско-малоазийская Theba samsunensis L. Pfr. и идущая до лесостепи Русской равнины (Матекин, 1950) Chondrula tridens Müll.

Из дождевых червей обнаружены только Dendrobaena handlirschi rhenani — подвид, обычный и в Junipereta на южном берегу Крыма.

Слабая заселенность почвы различными беспозвоночными под пологом можжевелового леса известна и в других районах. Это отмечалось нами для можжевелового леса на terra rossa мыса Мартьян в Южном Крыму (Гиляров, 1947). Как пример «мертвой почвы» («sol mort») описывается почва под можжевеловым лесом на юге Франции (Bois de Rièges en Basse Camargue) (C. Delamare-Deboutteville, 1950). В нашем случае, правда, говорить о «мертвой почве» не приходится. На степени ее заселенности сказывается осветление и развитие травянистой растительности, определяющей некоторое сходство мелкоземных рендзин в этих местах с черноземом.

Таблица 6

Численность (на 1 м²) насекомых и других беспозвоночных в можжевеловом лесу (Juniperetum) по данным учета поверхностных проб. Пенай близ Новороссийска. 8 проб, 24.V. 1956 г.

Виды	Число на 1 м²	Виды	Число на 1 м²
Coleoptera		Solenopsis fugax Latr.	29,0
Carabus sp. (l)	0,5	Crematogaster scutellaris schmidti Mayr	29,0
Chlaenius decipiens Duft.	1,0	Leptothorax unifasciatus Latr.	6,5
Calathus melanocephalus L.	1,5	Myrmecina graminicola Latr.	1,5
Ophonus sabulicola Panz.	0,5	Tetramorium caespitum L.	7,0
O. azureus F.	2,0	T. caespitum schmidti For.	28,0
O. brevicollis Serv. (s. lat.)	0,5	Tapinoma tauridis Em.	23,0
Brachinus sp.	1,0	Bothriomyrmex communista Sants.	6,5
Philonthus sp.	1,0	Plagiolepis taurica Sants.	64,0
Stenus sp.	1,0	Lasius alienus Först.	8,5
Astenus sp.	0,5	Camponotus aethiops Latr.	22,5
Clambus sp.	1,0	C. lateralis Ol.	17,0
Athous circumductus Men.	0,5	C. piceus Leach	5,5
Rhizotrogus sp. (l)	0,5	C. truncatus Spin.	0,5
Strophomorphus porcellus Boh.	0,5	Formica glebaria rubescens For.	2,5
Heteroptera		F. rufibarbis F.	1,0
Berytinus striola Ferr.	0,5	**Прочие Arthropoda**	
Rhyparochromus phoeniceus Rossi	0,5	Chilopoda	22,0
Melanocoryphus tristrami Dgl. Sc.	1,5	Diplopoda	5,0
M. superbus Poll.	0,5	Oniscoidea	76,0
Plinthisus hungaricus Horv.	4,5	Araneina	23,0
Trochiscocoris rotundatus Horv.	0,5	Pseudoscorpiones	3,5
Dyroderes umbraculatus F.	1,0	**Численность основных групп**	
Blattodea		Insecta (без Formicidae)	25,0
Phyllodromica polita Krauss	1,0	Formicidae	260,0
Cicadina	3,5	Arthropoda (без Insecta)	129,5
Formicidae			
Messor rufitarsis F.	8,0	Всего	414,5

Учет населения поверхностных слоев почвы Juniperetum пробами по 0,25 м² проведен 24 мая 1956 г. (табл. 6) между редкими можжевельниками среди зарослей Jasminum fruticans L. на щебнистой почве. В богатый осадками год население этих зарослей оказалось обильным и довольно разнообразным, в отличие от гораздо более бедного населения собственно почвы.

Среди Coleoptera много ксерофильных форм, относительно много на 1 $м^2$ Carabidae и Heteroptera (последние четко средиземноморского характера [4]), но особенно обильно представлены Formicidae, среднее число которых на 1 $м^2$ достигает 260 экз.; мезофилы среди них почти полностью отсутствуют.

4. ШИБЛЯК

Наиболее распространенные растительные ассоциации на рассматриваемом участке Кавказского побережья относятся к формации так называемого шибляка. Это название, принятое для подобных растительных группировок на Балканском п-ове, было впервые применено к условиям побережья Северо-Западного Кавказа Энглером (A. Engler, 1913).

Шибляк изучаемого отрезка побережья — кустарниковые заросли гемиксерофильного (по Малееву, 1931) типа с господством Quercus pubescens W., Carpinus orientalis Mill., Paliurus spina-Christi Mill., Juniperus rufescens Link. и ряда других более мелких кустарников. Характерны Jasminum fruticans L., местами Pyracantha coccinea Roem., Ruscus ponticus G. Wor. Эти заросли развиваются, очевидно, в результате вырубки пушистого дуба (Q. pubescens), на месте дубовых редколесий. Местами заросли непроходимы и густо перевиты лианами Clematis vitalba L. и Smilax excelsa L., местами они образуют поляны, где обильно развивается травянистая растительность, местами на известковых обнажениях развиваются более резко ксерофитные группировки с колючими астрагалами (Astragalus arnacanthoides Boris., чрезвычайно близкий к восточносредиземноморскому A. arnacantha MB., характерному для Восточного Крыма), сходные с ассоциациями того же типа среди можжевелового леса.

На более открытых и каменистых склонах южных экспозиций злаковый покров разрежен и состоит, главным образом, из Agropyrum ponticum Nevs. [5], Festuca sulcata L., Bromus commutatus Schrad., Aegilops triuncialis L. и других видов, Poa bulbosa L., Melca transsilvanica Schur., Briza spicata Sibth. et Sm., Stipa pulcherrima C. Koch и др. Для таких участков характерно ксерофильное разнотравье, например, Sideritis tuurica MB. (s. l.), Salvia ringens Sibthr. et Sm., Onosma rigidum Led., Psephellus hypoleucus (D. C.) Boiss., P. Barbeyi N. Al., P. declinatus (MB). Koch, Potentilla taurica W., Crupina vulgaris Cass., Thesium procumbens C. A. M., Campanula longistyla Fom., Scabiosa micrantha Dsf., Lathyrus cicera L., Galium humifusum Stapf.

Для более мелкоземных участков типичен более развитой растительный покров. Среди злаков здесь господствуют Festuca sulcata Hack., Agropyrum cristatum (L.) Gaєnt., Phloeum Michelii All., Alopecurus vaginatus Pall., Bromus sterilis L., Stipa pulcherrima C. Koch и др.

Среди многочисленных представителей разнообразного здесь разнотравья особенно распространены Psoralea bituminosa L., Dorycnium intermedium Led., Lathyrus hirsutus L., Dictamnus caucasicus Fisch., Ziziphora capitata L., Geranium songuineum L., Helianthemum nummularium (L.) Mill., Vinca herbacea W. A. K., Convolvulus cantabrica L., Alyssum calycinum L., A. murale W. et K., Veronica scutellata L., Caucalis daucoides L., Dianthus cretaceus Ad., D. capitatus D. C., Anthemis tinctoria L., Artemisia caucasica W., Polygala amoenissima S. Tam., Origanum parviflorum D'Urv., Lithospermum purpureo-coeruleum L., Galium verum L., Potentilla taurica W., Jurinea arachnoidea Bge. Среди злаков и разнотравья много видов, общих со степями.

Почвы шибляка — черноземовидные рендзины, достигающие местами относительно большой мощности (до 40 *см*) и большого сходства с черноземом (Гиляров и Арнольди, 1957). [По новой классификации («Природные условия Северо-Западного Кавказа», 1952) их относят к тому же типу «коричневых» почв, что и почвы под сосняком в Джанхоте, что вряд ли справедливо].

Беспозвоночные шибляка разнообразны; здесь имеется большое количество более или менее ксерофильных видов как средиземноморских, так и общих со степью; но в местах с лучшей древесной растительностью и более увлажненных довольно обильно представлены европейские и кавказские мезофильные животные.

В связи с тем, что растительные группировки шибляка находятся под большим воздействием человека (вырубки, усиленная пастьба скота), они заключают и значительное число широко распространенных насекомых «сорного» типа, как, например, жужелиц Calathus melanocephalus L. и C. ambiguus Payk., некоторых Amara и др.

---

[4] Интересно отметить, что даже для группировок из обыкновенного можжевельника (Juniperus communis L.) на песчаных местообитаниях Южной Венгрии (G. Kolosváry, 1933) характерен ряд средиземноморских видов из разных групп животных.

[5] См. стр. 809.

Для шибляка характерны жужелицы Chlaenius decipiens Duft. (здесь не так обильно, как в можжевельниках), Ophonus sabulicola Panz., Harpalus caspius Stev. (=reubali pseudodimidiatus Schaub.), Acinopus picipes F., редко A. laevigatus Mén. (распространенный и в южных степях), Zabrus spinipes F., Ditomus eremita Dej. и D. obscurus F.; обычны далеко проникающий в степь щелкун Agriotes gurgistanus Fald. и общие со степью Henicopus pilosus Scop., Podonta daghestanica Reitt., Mycterus tibialis Küst., Timarcha tenebricosa F. (заходит в южные степи), водящийся в степях Chrysomela lurida L. представлен кавказской формой (subsp. reitteri Wse); из слоников чаще попадаются Otiorrhynchus caucasicus Stierl., O. brunneus Stev., Strophomorphus porcellus Boh., Sitona convexifrons Hochh., а также редкий Stomodes tolutarius Boh., ранней весной — Brachycerus junix Licht.

Характерен ряд средиземноморских Heteroptera: Psacasta exanthematica Scop., Centrocoris spiniger F., Coranus contrarius Reut., Proderus crassicornis Jak., Macroplax fasciata H. S., Megalonotus puncticollis Luc., Adelphocoris ticinensis M—D., Tingis ragusana Fieb., Monanthia putoni Mont. (последние живут в видах Onosma). К южным ксерофильным видам муравьев, в основном общим с муравьями можжевельников и сосновых лесов, присоединяются такие мезофилы, как Ponera coarctata Latr., Myrmecina graminicola Latr., Myrmica caucasica K. Arn. Следует отметить, что среди Formicidae, как и среди Heteroptera и Carabidae в шибляке (равно как и в других исследованных нами на побережье Северо-Западного Кавказа участках), настоящие степные виды русских черноземных степей, связанные своим происхождением со степной зоной, не представлены. Среди этих, а также других групп беспозвоночных «степного» характера, по-видимому, представлены лишь такие животные, которые имеют более или менее широкие средне- или чаще южноевропейские ареалы или населяют сухие районы Кавказа и соседние страны.

Фауна почв шибляка (табл. 7) имеет в основном средиземноморский характер, хотя и включает гораздо большее количество широко распространенных видов, сравнительно с вышеописанными формациями. Среди этих видов много и таких, которые обычны в степной полосе Предкавказья и юга Европейской части СССР. С другой стороны, ряд почвенных беспозвоночных шибляка характерен для местных кавказских лесов.

К беспозвоночным степного характера относятся такие насекомые, как Agriotes gurgistanus Fald., доходящий до северных границ черноземной полосы, Podonta daghestanica Reitt., обычная в степной зоне и на юге лесостепной зоны, Melanotus brunnipes Germ., обычный в почвах под кустарниками в степи, Rhizotrogus aequinoctialis Hbst., Pentodon idiota Hbst. и др. Часто встречаются в шибляках и виды с гораздо более широким ареалом, такие, как Opatrum sabulosum L. Обычны и ограниченные в своем проникновении в степь такие не идущие дальше Предкавказья и Маныча элементы, как Machilis, Japyx, Agriotes acuminatus Steph. (?). Имеются и более стенотопные средиземноморские виды.

Обращает на себя внимание отсутствие некоторых типичных средиземноморских видов, например, Haploembia solieri Ramb., которая не была здесь обнаружена, несмотря на многочисленные поиски под камнями и в почве.

В комплексе мириапод в почве под шиблякми встречен идущий и в степь Clinopodes flavidus escherichii Att., наблюдающийся в степи только в Предкавказье (до Маныча) Henia illyrica, более широко распространенные Lithobius forficatus L., Lithobius piceus Koch, L. piceus peregrinus Latr., L. mutabilis Koch, известные с Кавказа Monotarsobius verrucifer Mural., кавказский Cryptops anomalans hirsutus Folkm., обычный в степи M. curtipes Koch. Часто встречается в шибляках Brachygeophilus sukačevi Folkm. — вид, связанный с кавказскими лиственными лесами (Фолкманова, 1956).

Таблица 7

Численность (на 1 м²) почвенного населения шибляка. Окрестности Геленджика, раскопки

Виды	28.IV 1955	6.V 1955	6.V 1955	6.V 1955	2.VI 1956	В среднем
Coleoptera						
Rhizotrogus aequinoctialis Hbst. (1)	5	2	3	—	2	2,4
Dorcadion caucasicum Küst. (1)	—	—	—	—	1	0,2
Lagria hirta L. (1)	—	—	—	—	—	0,2
Podonta daghestanica Reitt. (1)	1	2	1	—	—	0,8
Cylindronotus tscherkessicus A. Bog (1,i)	—	—	—	—	1	0,2
Lampyris (noctiluca L.?) (1) .	—	2	1	1	—	0,8
Henicopus pilosus Scop. (1)	1	—	—	—	—	0,2
Curculionidae (1)	8	3	8	4	26	9,8
Staphylinidae (1)	—	—	—	—	2	0,4
Calathus melanocephalus L.	—	—	—	—	1	0,2
Amara equestris Duft. (i, 1)	1	—	1	—	—	0,4
Harpalus sp. (1)	—	—	—	—	3	0,6
Acinopus picipes F. (i)	5	—	—	—	—	1,0
Calosoma auropunctatum Herbst (1)	—	—	1	—	—	0,2
Carabidae Harpalini (1)	—	1	1	1	1	0,8
Diptera						
Tipulidae (Lunatipula sp.) (1)	—	1	—	—	—	0,2
Bombyliidae (1)	—	—	—	—	1	0,2
Dolichopodidae (1)	—	—	—	—	1	0,2
Therevidae (1)	—	—	—	—	1	0,2
Asilidae (1)	—	—	—	—	1	0,2
Cyclorrhapha (1, p)	1	—	3	2	7	2,6
Lepidoptera						
Noctuidae (1, p)	—	3	—	—	1	0,8
Pyralididae (1)	1	—	—	—	—	0,2
Tortricidae (1)	—	3	1	—	—	0,8
Rhynchota						
Heteroptera (1, i)	—	—	1	1	10	2,4
Cicadina (1)	—	—	—	1	—	0,2
Blattodea						
Phyllodromica adusta (1)	—	—	—	—	38	7,6
Thysanura						
Machilis	—	4	—	—	6	2,0
Diplura						
Campodea	1	—	—	—	—	0,2
Japyx	—	—	—	6	9	3,0
Scolopendromorpha						
Cryptops anomalans hirsutus Folkm.	—	—	—	—	—	0,2
Lithobiomorpha						
Lithobius mutabilis, L. sp., Monotarsobius verrucifer Mural.	—	—	—	2	8	2,0
Geophilomorpha						
Clinopodes flavidus escherichii Att. etc.	4	8	4	2	22	8,0
Diplopoda						
Polydesmidae (Brachydesmus sp.)	—	—	—	—	13	2,6
Juloidea	1	—	8	2	8	3,8
Polyxenus argentifer Verh.	—	—	—	—	1	0,2
Araneina	1	5	2	2	6	3,2
Trombidiidae	—	2	—	—	1	0,6
Oniscoidea	1	—	—	—	2	0,6
Oligochaeta						
Lumbricidae (ad.)	{ 286	2	12	19	11	} 78,5
Lumbricidae (juv.)		12	28	26	49	
Enchytraeidae	6	1	—	2	2	2,2

Из мокриц в шибляках распространены Cylisticus sp. (только единично встречающиеся в сосновом лесу близ Джанхота) и Trachelipus sp.

Из слизней в шибляке встречен широко распространенный род Agriolimax.

Из Lumbricidae в шибляках очень обычны Eisenia rosea Sav. (43%) — единственно распространенный в целинной степи вид (Гиляров, 1956), хотя многочислен и распространенный под пологом лиственных лесов в буроземах Крыма и Кавказа Eophila montana (36%), встречаются далеко идущие в степную зону Dendrobaena mariupolienis Wyss. (14%), единично Allolobophora jassyensis Mich. (3—4%) и D. handlirschi rhenani Mich. (3—4%).

Таблица 8

Численность (на 1 м²) насекомых и других беспозвоночных шибляка по данным учета поверхностных проб. 8 проб

Виды	Число на 1 м²	Виды	Число на 1 м²
Coleoptera		Cicadina	2,0
Calathus ambiguus Payk.	0,5	Lepidoptera (1)	2,0
C. melanocephalus L.	1,5	Diptera (1)	1,0
Trechus 4-striatus Schr.	1,0	Formicidae	
Ophonus sabulicola Panz.	0,5	Ponera coarctata Latr.	4,5
O. azureus F.	1,0	Myrmica caucasica K. Arn.	1,0
O. brevicollis Serv. (s. lat.)	2,0	Messor rufitarsis F.	3,5
O. sp.	1,0	Solenopsis fugax Latr.	19,0
Dromius linearis Ol.	0,5	Leptothorax unifasciatus Latr.	11,0
Lampyris sp. (1)	2,0	Myrmecina graminicola Latr.	1,0
Cryptophagidae	6,5	Tetramorium caespitum L.	32,0
Agriotes gurgistanus Fald.	0,5	Tapinoma tauridis Em.	6,5
Tachyporus sp.	2,5	Bothriomyrmex communista Sants.	4,0
Tachynini	0,5	Plagiolepis taurica Sants.	9,5
Stenus sp.	1,0	Lasius alienus Först.	1,5
Astenus sp.	1,0	Camponotus aethiops Latr.	9,0
Aleocharinae	3,0	C. piceus Leach	5,5
Pselaphidae	2,5	C. lateralis Ol.	0,5
Laena starcki Reitt.	2,5	Formica rufibarbis F.	4,0
Otiorrhynchus brunneus Stev.	1,0	Прочие Arthropoda	
O. caucasicus Stierl.	0,5	Chilopoda	22,0
Strophomorphus porcellus Boh.	6,0	Diplopoda	12,0
Phytonomus sp.	1,0	Oniscoidea	66,0
Alophus agrestis Boh.	0,5	Araneina	30,5
Sitona humeralis Steph.	7,0	Pseudoscorpiones	2,5
S. convexifrons Hochh.	2,0	Insecta (кроме Formicidae)	62,0
Heteroptera		Formicidae	112,5
Nabis ferus L. (1)	0,5	Arthropoda (кроме Insecta)	133,0
Berytinus striola Ferr.	5,0	Всего	307,5
Lasiocoris anomalus Kol.	0,5		
Melanocoryphus tristrami Dgl. Sc.	1,0		
Plinthisus hungaricus Horv.	2,0		

На участках, ранее занятых шибляком и подвергавшихся обработке (вышедших из-под люцерны), при раскопках встречено большое количество распространенных и в равнинной части юго-востока Европейской части СССР видов — личинки Agriotes gurgistanus Fald., Melanotus brunnipes Germ., Pentodon idiota Herbst, Podonta daghestanica Reitt. и другие виды, известные как многоядные вредители подземных частей растений полевой культуры.

Поверхностные пробы взяты 13 июля 1956 г. (табл. 8) на культурных участках (виноградники, люцерна), перемежающихся с участками шибляка. Отдельные небольшие поля разделены здесь узкими полосами кустарника (Quercus pubescens W., Carpinus orientalis Mill., Crataegus sp., Ro-

sa sp., Ligustrum vulgare L. и др.). Пробы взяты на опушках этих полос. Население, как видно из табл. 8, довольно разнообразно, обильно и имеет смешанный характер. К средиземноморским видам примешано значительное количество широко распространенных ксерофилов и мезофилов; заметную часть среди них составляют виды сорного характера.

Обращает на себя внимание относительное обилие Curculionidae, особенно Sitona, связанных, по-видимому, с близлежащими участками люцерны. Муравьи, численно небогато представленные, принадлежат к тем же экологическим группам.

5. ДУБОВЫЕ ЛЕСА МЕЗОФИТНОГО ХАРАКТЕРА НА ПРИМОРСКИХ БИОТОПАХ

Остатки лесов более мезофитного характера из Quercus petraea Liebl. с примесью Carpinus orientalis Mill. и обычно густым разнообразным подлеском (Cornus mas L., Crataegus sp. sp., лианы Smilax excelsa L., Clematis vitalba L. и т. д.) сохранились по неглубоким ущельям к югу от Геленджика (леса «Первая щель» и «Вторая щель»). Здесь были проведены раскопки весной 1955 г. В этих лесах со смешанным, но более мезофитным травяным покровом, состав фауны почв (табл. 9) в той или иной мере близок к населению шибляков, особенно в пробе, взятой 28 апреля 1955 г. на участке низкорослого леса, переходящего в шибляк. Именно здесь и были встречены жужелицы Acinopus picipes F., личинки усачей Dorcadion caucasicum Küst., т. е. виды, свойственные более открытым местообитаниям в этой районе.

В числе почвенных многоножек в этих лесах, наряду с более сухолюбивыми Clinopodes flavidus escherichii Verh., в большом количестве встречается Brachygeophilus sukačevi Folk. — вид, обычный в дубовых и буковых более влажных лесах не только этого района, но и района Сочи — Красная Поляна. В подстилке обычны более влаголюбивые Lithobius forficatus L. и L. mutabilis L. Такие леса, сохранившиеся лишь кое-где на побережье указанного района, раньше, по-видимому, были распространены гораздо шире и сменились под влиянием порубок и выпаса скота шибляком.

Эти леса, хотя и более мезофитные, чем рассмотренные выше местообитания, все-таки значительно суше, чем буковые и дубовые (Quercus petraea) леса, располагающиеся выше в горах, особенно по склонам северной экспозиции.

Принимая во внимание данные выше описания и характеристики, рассмотренные нами типичные для Северо-Западного Кавказа в районе Новороссийск — Джанхот местообитания, расположенные на высоте примерно до 350 *м* над ур. м., могут быть охарактеризованы в целом как средиземноморские. Ботаники давно выделяли этот район, указывая сходство его флоры и растительности с Южным Крымом (Липский, 1891), выделяя даже общую Крымско-Новороссийскую ботаническую провинцию (Кузнецов, 1909; Гроссгейм и Сосновский, 1928). В. П. Малеев (1931), не разделяя этой точки зрения, подчеркивал, что сходство флоры южного берега Крыма и Новороссийско-Геленджикского побережья особенно сказывается в наличии более ксерофильных средиземноморских элементов — третичных реликтов.

Исследование почвенной фауны показывает, что не только современные условия побережья этого района отвечают требованиям средиземноморских обитателей почвы, но и что почвенная фауна слагается в основном из видов, имеющих средиземноморские ареалы. Так как большое количество представителей почвенной фауны обладает ничтожной потенцией к расселению (Haploembia, Myriapoda, Isopoda, Lumbricidae etc.), а наиболее выраженный средиземноморский характер имеет население почвы именно в наименее измененных деятельностью человека местообитаниях,

Таблица 9

Численность (на 1 $м^2$) почвенного населения дубового леса. Балки к югу от Геленджика. 1955 г.

Виды	28.IV (2 $м^2$)	3.V	3.V	4.V	4.V	Среднее на 1 $м^2$
Coleoptera						
Rhizotrogus sp. (transcaucasicus Medv.? (1)	—	1	3	1	3	1,6
Amphimallon solstitialis L. (i)	—	—	—	—	1	0,2
Athous circumductus Men.	1	4	1	—	1	1,4
Agriotes spp. (1) (A. starcki Reitt., A. acuminatus Steph.?)	4	10	4	2	1	4,2
Elateridae (p)	—	2	—	—	—	0,4
Henicopus pilosus Sc.	0,5	—	—	—	—	0,1
Cylidronotus sp. (1)	—	3	—	—	2	1,0
Dorcadion caucasicum Küst	0,5	—	—	—	—	0,1
Orsodacne cerasi L.	—	1	—	—	—	0,2
Curculionidae (1, i)	9,0	5	—	2	—	3,2
Staphylinidae (1, i)	—	3	1	1	—	1,0
Acinopus picipes F. (i)	0,5	—	—	—	—	0,1
Bembidion sp. (1)	1	—	—	—	—	0,2
Carabidae (1)	0,5	—	—	—	—	0,1
Diptera						
Tipulidae (1) [Lunatipula ctenura Sav. (?)]	0,5	5	1	1	—	1,5
Cyclorrhapha (1)	1,0	3	—	1	—	1,0
Cecidomyidae (1)	0,5	—	—	—	—	0,1
Lepidoptera						
Pyralididae (1)	0,5	—	—	—	—	0,1
Blattodea						
Phyllodromica polita Krauss	—	2	4	6	—	2,4
Diplura						
Japyx	1,0	—	1	—	—	0,4
Campodea	1,0	—	—	—	—	0,2
Rhynchota						
Megalonotus hirsutus M.-R.	—	—	1	—	—	0,2
Cicadaetta sp.	2,0	—	—	—	—	0,4
Chilopoda						
Lithobius mutabilis L.	—	4	1	—	2	1,4
Clinopodes flavidus escherichii Verh. } Brachygeophilus sukačevi Folkm.	1,5	2	2	—	2	1,5
Diplopoda						
Polydesmidae	1,5	—	—	—	—	0,3
Arachnoidea						
Araneina	1,5	3	2	1	2	1,9
Trombidiidae	1,5	—	—	—	—	0,3
Isopoda	21,5	55	2	3	2	14,7
Oligochaeta						
Lumbricidae (ad.) }	147	103	9	39	41 }	99,1
Lumbricidae (juv.) }		104	28	204	216 }	
Euchytraeidae	2,0	1	40	8	39	18,0
Gastropoda						
Metalimax * sp.	0,5	—	—	—	—	0,1

* Раковинные Gastropoda не учтены.

естественно расценивать некоторые из этих форм как реликты третичной эпохи, свидетельствующие о прошлых биогеографических связях Северо-Западного Кавказа с другими частями Восточного Средиземноморья, в первую очередь, с южной частью Крыма, а возможно, с Малой Азией и Балканским п-овом.

ВЫВОДЫ

1. Работа содержит результаты впервые произведенного изучения почвенной фауны участков побережья Северо-Западного Кавказа, покрытых растительностью средиземноморского типа. Почвенно-зоологические материалы рассмотрены на фоне общих фаунистических и флористических данных, характеризующих этот район.

2. Даны качественные и количественные характеристики беспозвоночных, относящихся к так называемой мезофауне для трех основных средиземноморских типов местообитаний (см. табл. 2—8).

3. Выяснены количественные соотношения и относительная роль в биоценозах представителей ксерофильной и мезофильной фаун разного происхождения (см. табл. 2—9).

4. Подчеркивается резкое преобладание типичных широко средиземноморских и восточносредиземноморских ксерофильных (гемиксерофильных) видов. Часть менее ксерофильных животных является общей с понтийской провинцией степной зоны.

5. Мезофилы, главным образом, кавказские эндемики, также представлены в фауне почвы; хотя они играют резко подчиненную роль в биоценозах, но придают им известный, свойственный Кавказу, специфичный оттенок.

6. Эколого-географический анализ изученной фауны, подтверждая выводы ботаников о средиземноморском характере растительности данного района, требует признания и за почвами изученных участков аналогичного характера и происхождения.

ЛИТЕРАТУРА

Арнольди К. В., 1949. Об энтомофауне и экологических группировках насекомых района плодовых лесов Южной Киргизии, Сб. «Плодовые леса Южной Киргизии», Изд-во АН СССР.

Гиляров М. С., 1947. Почвенная фауна Южного берега Крыма, Вестн. МГУ, № 2.— 1949. Диагностика и география почв в свете почвенно-зоологических исследований, Усп. совр. биол., т. XXVIII, вып. 3(6).— 1956. Soil fauna investigation as a method in soil diagnostics (The South Crimean terra rossa taken as an example), Boll. Labor. Zool. Generale Agraria. «F. Silvestri», vol. XXXIII.

Гиляров М. С. и Арнольди К. В., 1957. Почвенная фауна безлесных горных вершин как показатель типа их почв, Зоол. ж., т. XXXVI, вып. 5.

Гиляров М. и Фолкманова Б., 1957. Губоногие многоножки (Chilopoda) степной зоны юго-востока европейской территории СССР как показатели почвенных условий в лесонасаждениях, Изв. АН СССР, отд. биол. наук, № 2.

Гроссгейм А. А. и Сосновский Д. И., 1928. Опыт ботанико-географического районирования Кавказского края, Изв. Тифлисск. политехн. ин-та, 3.

Захаров С. А., 1928. Краткий обзор изучения почв Северо-Кавказского края к 1928 г., Ежегодн. по изуч. почв Сев. Кавказа, Ростов-на-Дону.

Кузнецов Н. И., 1909. Принципы деления Кавказа на ботанико-географические провинции, Зап. Импер. Акад. наук по физ.-мат. отд., XXIV, вып. 1, СПб.

Липский В. И., 1891. Некоторые особенности растительности Новороссийска, Вестн. естествозн., № 11.

Малеев В. П., 1931. Растительность района Новороссийск — Михайловский перевал и ее отношение к Крыму, Зап. гос. Никитск. опытн. бот. сада, т. XIII, № 1—2, Ялта.— 1939. Обзор работ по флоре и растительности Кавказа и Крыма за 1938 г., Изв. гос. Геогр. об-ва, № 7.— 1940. Растительность причерноморских стран, ее происхождение и связи, Сб. «Геоботаника», вып. 4, Изд-во АН СССР.

Матекин П. В., 1950. Фауна наземных моллюсков Нижнего Поволжья и ее значение для представления об истории современных лесов района, Зоол. ж., т. XXIX, вып. 3.

Поварницын В. А., 1940. Типы лесов черноморского побережья между реками Сукко и Пшадой, Сб. «Геоботаника», вып. 4, Изд-во АН СССР.

Природные условия Северо-Западного Кавказа, ч. III, 1952, СОПС АН СССР, М.
Пузанов И. И., 1938. Орнитофауна северо-западной Черкессии и некоторые соображения о ее происхождении и связях, Тр. зоол. сект. Груз. филиала АН СССР, 2.
Сатунин К. А., 1910. Некоторые соображения о происхождении фауны Кавказского края, Тифлис.
Стоянов Н., 1924—1925. Върху произхода на ксеротермия растителен елемент в България, Годишник на Софийск. Универс., Агрон. фак., III.
Фолкманова Б., 1956. О новых формах отряда Geophilomorpha из южных областей СССР. К познанию многоножек СССР, Зоол. ж., т. XXXV, вып. 11.
Шульга И. А., 1926. Типы почвообразования на Черноморском побережьи, Тр. Кубано-Черноморск. н.-и. ин-та, вып. 44, Краснодар.
Delamare-Deboutteville C., 1950. Recherches écologiques sur la microfaune du sol des pays tempérés et tropicaux, Paris, Vie et Milieu, Suppl. 1.
Engler A., 1913. Ueber die Vegetationsverhältnisse des Kaukasus, Abh. Botan. Vereins Brandenburg, Bd. LV.
Franz H., 1952. Die Bedeutung vergleichender Untersuchungen an Biocenosen für die Lösung historisch-tiergeographischer Probleme, Trans. IX. Int. Congr. Entomol., vol. I, Amsterdam.
Kolosváry G., 1933. Beiträge zur Faunistik und Oekologie der Tierwelt der ungarländischen Junipereten, Z. Morphol. und Ökol. Tiere, 28, Hft. 1.
Kubiena W., 1943. Beiträge zur Bodenentwicklungslehre, Bodenkunde und Pflanzenernährung, Bd. 29 (74).
Turill W. B., 1929. The plant-life of the Balcan Peninsula, Oxford.
Uvarov B. P., 1921. The geographical distribution of the Orthopterous insects in the Caucasus and in Western Asia, Proc. Zool. Soc. London.

SOIL FAUNA OF MEDITERRANEAN HABITATS OF THE NORTH-WESTERN CAUCASUS AND ITS SIGNIFICANCE FOR THE CHARACTERICTISC OF THESE LATTER

K. V. ARNOLDI and *M. S. GHILAROV*

Laboratory of Soil Zoology, Institute of Animal Morphology, Academy of Sciences of the USSR (Moscow)

Summary

1. The work presents some results of soil fauna study of the localities on the shore of the North-Western Caucasus which are covered with the vegetation of Mediterranean type. Such a study was carried out for the first time.

2. Both qualitative and quantitative characteristics of soil and litter Invertebrates belonging to the so-called «mesofauna» are presented for three main Mediterranean types of habitats (cf. tables 2—8).

3. Numeric ratio and respective role in biocoenosis of xerophilous and mesophilous representatives of the fauna of various origin are elucidated (cf. tables 2—9).

4. Drastic prevalence of typical widely distributed Mediterranean and East-Mediterranean xerophilous (hemixerophilous) species is stressed. A portion of less xerophilous animals is common with the Pontic province of the steppe zone.

5. Mesophilous species, mainly Caucasian endemics, are also represented in the soil fauna; though they play drastically minor part in biocoenosis, they still determine certain peculiarities of the latter.

6. Ecoiogo-morphological analysis of the fauna under study supports the conclusions of botanists on the Mediterranean character of vegetation in this region and requires the soils of the localities under study to be regarded as those of analogous character and origin.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1958, том XXXVII, вып. 6

ФОРМИРОВАНИЕ ЗООПЛАНКТОНА И ДОННОЙ ФАУНЫ СИМФЕРОПОЛЬСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА В КРЫМУ

Г. Б. МЕЛЬНИКОВ и И. П. ЛУБЯНОВ

Научно-исследовательский институт гидробиологии Днепропетровского государственного университета

I

В директивах XX съезда КПСС по шестому пятилетнему плану развития народного хозяйства СССР на 1956—1960 гг. записано: «Закончить строительство и ввести в действие Ингулецкую обводнительно-оросительную систему, Симферопольское водохранилище и Трубежскую осушительную систему. Осуществить строительство первой очереди Краснознаменской системы и начать строительство Северо-Крымского канала». Уже с весны 1955 г. началось заполнение самого большого в Крыму пресного водоема — Симферопольского водохранилища, сооруженного на р. Салгир и вмещающего 36 млн. $м^3$ воды. Симферопольское водохранилище, как и другие водохранилища Крыма (Бахчисарайское, Альминское, Аянское, Ново-Крымское, Белогорское и др.), является в первую очередь накопителем чрезвычайно необходимой здесь пресной воды, прежде бесполезно уходившей в море или терявшейся в засушливых степях Крыма.

Ряд искусственных водоемов Крыма приобретает все большее рыбохозяйственное значение. Рыбаками общества «Крымохотник» и Симферопольского военно-охотничьего общества при помощи научных учреждений Украины сделаны первые шаги по зарыблению некоторых водохранилищ и прудов, а также по обогащению и усилению естественной кормовой базы рыб. В Симферопольское, Альминское, Бахчисарайское, Белогорское водохранилища вселены ценные виды рыб: шемая, усач, голавль, тарань, линь, лещ, судак, сиг и др. Из кормовых организмов сюда вселены моллюски и высшие ракообразные. Имеющиеся сведения говорят о том, что в крымских водохранилищах прижились: моллюски Lithoglyphus naticoides и Viviparus viviparus, бокоплавы Dikerogammarus haemobaphes и мизиды Mesomysis kowalewskyi, Limnomysis benedeni.

Реконструкции промысловой фауны рыб и кормовой базы рыб водохранилищ Крыма предшествовали гидрохимические и гидробиологические исследования этих водоемов, проведенные Днепропетровским научно-исследовательским институтом гидробиологии совместно с Симферопольским педагогическим институтом и Крымским филиалом Академии наук УССР. В этой статье мы намерены изложить некоторые результаты исследования формирования зоопланктона и донной фауны Симферопольского водохранилища в первые два года его существования (1955—1956 гг.).

Данные о гидрофауне пресных водоемов Крыма, в том числе и водохранилищ, можно найти в работах Я. Я. Цееба (1934, 1947, 1947а), И. И. Пузанова (1949), Я. Я. Цееба и С. Л. Делямуре (1938), Е. И. Лукина (1931), С. Н. Уломского (1955, 1955а). Довольно полная библиография по этому вопросу приведена в статье Я. Я. Цееба (1947а).

II

Заполнение водами Симферопольского водохранилища началось с весны 1955 г. Водохранилище сооружено на р. Салгир, южнее г. Симферополя. Р. Салгир, имеющая в длину около 232 *км* и площадь бассейна в 4000 *км*², образуется в результате слияния нескольких речек, берущих начало на северных склонах высокой южной гряды Крымских гор. До сооружения водохранилища это была горная река со скалистыми берегами и быстрым течением воды; среднегодовой расход воды составлял 1,88 *м*³/*сек*. Симферопольское водохранилище заняло участок долины р. Салгир примерно в 6 *км*² длина его вдоль долины составляет 2 *км*, а ширина — 1,5—4 *км*. На дне долины, почти по ее середине, проходило русло реки, довольно извилистое, с меандрами, островами и старицами. Неширокое русло реки имело ряд плесов, в меженный период вода часто сохранялась только в них. Русло реки размывало и перемещало гальку.

Левый берег долины обрывается к руслу реки и дну долины крутым обрывом, правый — повышается постепенно и затем незаметно переходит в прилегающую террасу, на которой расположены огороды и сады.

Основными материковыми породами в характеризуемом районе долины р. Салгир являются глины, известняки, конгломераты, а также продукты выветривания кристаллических пород.

Формирование гидрофауны Симферопольского водохранилища в значительной мере обусловливается характером разнообразия почв долины, рельефом местности, микроклиматом и состоянием водного баланса р. Салгир. Преобладающими почвами высоких террас являются маломощные карбонатные черноземы, на пойменной террасе — аллювиальные почвы, нанесенные на галечниковые слои лёсс и глина, местами можно наблюдать хрящеватые суглинки и неразвитые буроземы.

Величина стока Салгира в течение года сильно изменяется, колеблясь в значительных пределах, что отражает влияние многочисленных факторов: количества и характера выпадения осадков, изменения температурного режима, испарения, наличия дополнительного питания и др. Годовой сток реки (у г. Симферополя) составляет в среднем 55 млн. *м*³ воды, а в годы с обильными осадками он возрастает вдвое. Распределение стока по сезонам года следующее: зима — 30,5%, весна — 46,8%, лето — 14,8%, осень — 8,7%. Крутое падение р. Салгир в верхнем его течении и частые паводки способствуют активной эрозионной деятельности текучих вод. Во время паводков река несет массу продуктов разрушения. Твердый сток Салгира резко колеблется в зависимости от характера расхода воды. По наблюдениям на водомерном пункте в Симферополе (за 1936—1941 гг.), Салгир ежегодно проносит 35 086 *т* взвешенных материалов и 3513 *т* влекомых.

III

Некоторые гидрологические и гидрохимические особенности Симферопольского водохранилища приведены в табл. 1 (гидрохимические анализы осуществлены Р. С. Ровинской).

Симферопольское водохранилище представляет собой озероподобный стоячий водоем. Разность температур воды у поверхности и у дна достигает в летний период 10°. Максимальная температура воды отмечается летом. Прозрачность воды наиболее высокая в приплотинной части водохранилища (до 465 *см*); по мере продвижения к верховью водоема, куда вливаются р. Салгир и горные ручьи, она снижается до 50 *см* и менее.

Кислородный режим водохранилища в первые годы его становления был благоприятным для развития жизни, почти во все время года наблюдалось перенасыщение воды кислородом. Активная реакция воды была в пределах 7,9—8,35. Перманганатная окисляемость воды характеризовалась невысокими показателями потребления кислорода, наибольшей величины она достигала весной, в период таяния снегов и смыва с водосборной площади органических веществ.

Свободной углекислоты было 0—5,06 *мг/л*. Наибольшее количество аммонийного азота наблюдалось в весенний период, во время таяния горных снегов (до 4 *мг/л*); нитритного азота больше всего было летом (0,07 *мг/л*). Общая минерализация воды характеризовалась невысокими показателями (306,5—359,06 *мг/л*), значительных сезонных изменений минерализации воды не наблюдалось.

IV

Вследствие того, что Симферопольское водохранилище характеризуется значительными глубинами, крутыми обрывистыми берегами, высшая водная растительность в первые 2 года существования водоема не успела развиться, да и в дальнейшем вряд ли будет иметь обильное развитие. Небольшие площади мелководья есть лишь в верховье и в заливах водохранилища.

В летний период 1955 г. в заливах левого берега водохранилища начали появляться макрофиты, среди них: сусак зонтичный (Butomus umbella-

Таблица 1

Некоторые данные гидрологического и гидрохимического режимов Симферопольского водохранилища в 1955—1956 гг.

Показатели	Средняя часть, апрель 1955 г.	Средняя часть, август 1955 г.	Приплотинная часть, ноябрь 1955 г.	Верховье, ноябрь 1955 г.	Приплотинная часть, февраль 1956 г.		Средняя часть, февраль 1956 г.	Средняя часть, май 1956 г.		Приплотинная часть, май 1956 г.
					у поверхности	у дна		середина	у берега	
Температура воздуха в °C	8,5	26,0	8,2	8,6	—1,0	—1,0	- 1,0	12,5	12,5	14,0
» воды в °C	7,8	26,2	7,5	7,5	2,0	2,0	2,0	14,5	14,3	14,3
Прозрачность в *см* (по Секки)	40	170	290	60	210	210	200	275	До дна	465
Глубина в *м*	10,0	27,0	25,5	0,5—0,6	12,0	12,0	2,1	18,4	0,7	28,0
pH	8,20	7,90	8,00	7,90	8,30	8,20	8,35	7,90	8,40	8,00
O_2 в *мг/л*	11,84	10,86	12,43	13,35	17,60	17,45	19,92	11,58	11,22	10,74
O_2 в % насыщения	98,1	128,5	102,4	110,0	126,4	125,3	143,1	111,0	107,1	102,5
Окисляемость в *мг* O_2/*л*	7,94	9,79	4,99	5,31	8,32	7,10	7,10	3,82	6,91	10,27
CO_2 свободная в *мг/л*	3,52	5,06	4,62	4,40	2,20	2,64	1,32	4,18	0	4,62
CO_2 карбонатная в *мг/л*	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
CO_2 бикарбонатная в *мг/л*	149,60	145,20	145,20	154,00	167,20	154,0	162,80	167,20	167,20	167,20
NH_4^+ в *мг/л*	0,2	0,2	0,2	0,4	0,4	0,2	0,4	2,0	4,0	4,0
NO_2^- в *мг/л*	0,04	0,07	0,004	0,002	0,020	0,04	0,040	0,004	0,004	0,004
Fe (общее) в *мг/л*	0,10	Нет	Следы	Следы	0,05	0,05	0,10	Нет	Нет	Нет
Cl^- в *мг/л*	10,14	13,89	13,82	—	11,97	—	—	11,97	—	11,97
SO_4^{--} в *мг/л*	27,36	15,73	27,36	—	23,45	—	—	23,04	—	23,45
HCO_3^- в *мг/л*	207,46	201,37	201,37	—	231,88	—	—	231,88	—	231,88
Ca^{++} в *мг/л*	65,13	56,11	61,87	—	60,37	—	—	49,34	—	56,11
Mg^{++} в *мг/л*	9,94	7,75	7,75	—	6,55	—	—	6,01	—	7,87
Na^++K^+ в *мг/л*	4,37	12,65	12,19	—	24,84	—	—	38,18	—	27,14
Сумма ионов	324,40	306,50	324,36	—	359,06	—	—	360,42	—	358,42
Класс. по Щукареву	17	17	17	—	17	—	—	17	—	18
Жесткость в немецких градусах	11,40	9,63	10,44	—	9,80	—	—	8,26	—	9,63

lus), частуха подорожниковая (Alisma plantago), рдест остролистный (Potamogeton acutifolius). В отдельных участках наблюдались скопления хары (Chara).

В верховье водохранилища уже в первый год его формирования были массовые заросли гречишника земноводного (Polygonum amphibium), отдельные стебли тростника (Phragmites), редко — частухи подорожниковой (A. plantago), полевицы (Agrostis), много хары.

В 1956 г. упомянутые макрофиты продолжали вегетировать в несколько большем количестве, распространившись и к правому берегу водохранилища, ближе к его верховью.

Необходимо отметить, что в первые годы существования водохранилища макрофитная растительность развивалась лишь в отдельных мелководных участках водоема. Очевидно, и в дальнейшем эта растительность будет локализоваться в отмеченных незначительных по площади участках водохранилища. Ввиду малого развития макрофитов в водоеме поступление органических веществ и детрита от разложения этой растительности было незначительным, что подтверждается гидрохимическими анализами.

Фитопланктон Симферопольского водохранилища, по данным А. В. Евдущенко, в первый год его существования, в апреле 1955 г., состоял из 20 видов, среди которых наиболее массово развивались диатомовые Asterionella formosa (олигосапроб); нередко встречалась Melosira, редко Fragilaria; из протококковых изредка отмечались Pediastrum duplex v. reticulatum, Ankistrodesmus falcatus v. mirabilis и некоторые другие. Из синезеленых редко встречалась Anabaenopsis Arnoldii и единично — Oscillatoria. Общее число клеток фитопланктона достигало 3 186 000 в 1 *л* воды, почти преимущественно за счет Asterionella.

В мае в составе фитопланктона обильно вегетировал из хризомонад Dinobryon divergens (олигосапроб).

В августе из перидиниевых (пирофитовых) массово развивался Ceratium tirundinella (олигосапроб) и довольно часто встречался Peridinium, из диатомовых очень часто встречалась Cyclotella Kützingiana и часто Asterionella formosa (олигосапробы). В верховье водохранилища довольно часто наблюдались Euglena proxima (мезосапроб-олигосапроб) и Trachelomonas volvocina (олигосапроб-мезосапроб). В других участках водохранилища евгленовые отмечались в незначительных количествах. Общая численность фитопланктона была 915 200—2 968 560 клеток на 1 *л*.

В ноябре в планктоне значительное место занимали: Asterionella formosa, Ankistrodesmus falcatus v. acicularis, Colacium vesiculosum. Общее количество фитопланктона составляло 536000—939200 клеток на 1 *л*.

В феврале 1956 г. в фитопланктоне по качественному и количественному составу преобладали диатомовые водоросли (Asterionella formosa, Navicula, Diatoma, Gomphonema). Общая численность фитопланктона составляла 603200—1936000 клеток на 1 *л*.

В мае—июле 1956 г. в планктоне еще более обильно, чем в 1955 г., развивались Ceratium hirundinella и Dinobryon divergens. Общее количество фитопланктона составляло 325600—1384000 клеток на 1 *л*.

Краткий анализ изложенных выше материалов дает возможность сделать вывод о том, что в Симферопольском водохранилище в течение 2 лет формирования его режима складывались благоприятные условия для развития олигосапробов (Ceratium hirundinella, Dinobryon divergens, Asterionella formosa, Melosira italica v. tenuissima, Cyclotella Kützingiana). Общее количество клеток в 1 *л* воды редко превышало 3 млн. Синезеленые в фитопланктоне совсем слабо представлены и не вызывают «цветения» воды, характерного для эвтрофных водоемов степной зоны Украины.

Для увеличения одного из звеньев первичной продукции в виде альгофлоры мы считаем возможным применение органических и минеральных удобрений в Симферопольском водохранилище. В настоящее время этот водоем можно считать олигосапробным, и сдвиг его сапробности в бета-

мезосапробном направлении не будет препятствовать его комплексному использованию и вместе с тем приведет к увеличению рыбопродуктивности водохранилища.

V

Вопросы становления зоопланктона Симферопольского водохранилища рассмотрим в сезонном аспекте. Количественное развитие зоопланктона иллюстрирует табл. 2.

Весенний зоопланктон в апреле 1955 г. был количественно весьма беден, биомасса его не превышала 22,7 *мг/м*³, но в конце мая, в связи с повышением температуры воды, он становится более богатым, биомасса его в пелагиали доходит 1,06 — 1,36 *г/м*³, а у берега — до 2,24 *г/м*³ за счет значительного развития веслоногих и ветвистоусых ракообразных — Daphnia longispina, Cyclops vicinus.

Коловратки весной дают незначительную биомассу. Обнаружены: Brachionus calyciflorus f. amphiceros, B. angularis, B. urceolaris, Keratella quadrata, K. cochlearis, Notholca bipalium v. acuminata, Euchlanis dilatata, Asplanchna priodonta, Synchaeta, Polyarthra trigla, Diurella, Filinia longiseta; из веслоногих: Cyclops vicinus, Acanthocyclops vernalis, Canthocamptus; из ветвистоусых: Daphnia longispina, D. hyalina, D. galeata, Bosmina longirostris, Macrothrix laticornis, Pleuroxus aduncus, Chydorus sphaericus.

Существенной разницы в качественном составе зоопланктона в пелагиали и у берегов в весенний период не наблюдается, отличия имеются лишь в количественном развитии тех или иных видов.

Как видно из приведенных данных, майский зоопланктон довольно богат вследствие значительного развития веслоногих (Cyclops vicinus) и ветвистоусых (Daphnia longispina), в особенности последних. С рыбохозяйственной точки зрения это надо рассматривать как положительное явление в смысле развития кормовой базы рыб.

Летний зоопланктон водохранилища характеризуется несколько бо́льшим качественным разнообразием, по сравнению с весенним, хотя и беднее зоопланктона искусственных водоемов соседней южной степной зоны Украины. Кроме отмеченных выше форм зоопланктеров, здесь встречались Brachionus calyiciflorus f. amphiceros, Anuraeopsis fissa, Pompholyx complanata, Mesocyclops leuckarti, Diaptomus sp., Diaphanosoma brachyurum, Daphnia cusullata, Ceriodaphnia quadrangula, Rhynchotalona rostrata. Для летнего зоопланктона характерно также наличие двух ведущих видов — Cyclops vicinus и Daphnia longispina.

В количественном отношении летний зоопланктон довольно беден, биомасса его не превышает 621,8 *мг/м*³ даже в вершине водохранилища, где имеется значительное развитие Acanthocyclops vernalis. Во всех других участках водоема биомасса не превышала 264 *мг/м*³, обычно же была значительно ниже этой цифры. Особенно бедно были представлены ветвистоусые, биомасса которых не превышала 80 *мг/м*³. Невысокое количественное развитие летнего зоопланктона можно объяснить, вероятно, двумя причинами: во-первых, выеданием его рыбами (особенно ветвистоусых), во-вторых, постоянным притоком холодной воды с гор и краткостью периода между весной и летом, когда накопившиеся за зиму органические вещества успевают быстро пройти стадии деструкции и минерализации и выйти, таким образом, из круговорота.

Принимая во внимание незначительную биомассу летнего зоопланктона (особенно ветвистоусых), целесообразно превратить небольшие, но глубоко вдающиеся в берег мелководные заливы водохранилища, перегородив их земляными плотинами и устроив по типу дафниевых ям, в очаги размножения и развития ветвистоусых (Daphnia longispina, D. pulex и др.). Таким путем можно будет обеспечить потребность молоди рыб и рыб-планктонофагов в летний период живыми кормами.

Таблица 2

Динамика количества (тыс. экз./м²) и биомассы (мг/м³) зоопланктона Симферопольского водохранилища

Сезон	Станции на водохранилище	Дата	Коловратки		Веслоногие		Ветвистоусые		Всего	
			колич.	биомасса	колич.	биомасса	колич.	биомасса	колич.	биомасса
Весна	Средняя часть	IV 1955	0,4	0,70	0,6	20,4	0,2	1,6	1,2	22,7
	Приплотинная часть	V 1956	4,2	13,20	39,0	592,0	8,7	780,0	51,9	1385,2
	Средняя часть:									
	пелагиаль	V 1956	89,0	125,00	25,0	110,0	9,4	725,6	123,4	960,6
	литораль	V 1956	31,5	6,60	41,6	132,0	22,0	2110,0	95,1	2248,6
Лето	Приплотинная часть	VIII 1955	19,60	15,98	11,4	96,2	0,60	6,6	31,6	118,78
	Средняя часть:									
	пелагиаль	VIII 1955	61,40	16,00	12,0	127,0	0,40	6,0	73,8	149,0
	литораль	VIII 1955	168,25	44,00	33,75	140,0	5,75	80,0	207,75	264,0
	Верховье	VIII 1955	24,50	14,30	61,5	607,5	—	—	86,0	621,8
	Средняя часть:									
	пелагиаль	VII 1956	1,80	0,46	1,0	14,8	0,10	10,1	2,90	25,36
	литораль	VII 1956	3,50	1,30	2,5	7,0	0,60	54,0	6,60	62,3
Осень	Приплотинная часть	XI 1955	1,25	0,50	46,0	496,75	13,25	402,5	60,50	899,75
	Средняя часть:									
	пелагиаль	XI 1955	2,50	3,45	46,5	387,5	16,75	460,0	65,75	850,95
	литораль	XI 1955	77,0	35,5	34,0	377,5	8,50	18,0	119,50	431,00
	Верховье	XI 1955	6,0	2,35	48,0	527,5	3,75	127,5	57,75	657,35
Зима	Приплотинная часть	II 1956	0,10	0,610	3,06	3,5	—	—	3,17	4,11
	Средняя часть	II 1956	12,51	12,004	0,56	1,7	0,03	2,1	13,10	15,804

Осенний зоопланктон менее разнообразен в качественном отношении, чем летний. Особенно бедно представлены качественно и количественно коловратки. Наоборот, биомасса веслоногих и ветвистоусых ракообразных превышает таковую летнего периода, составляя в пелагиали 850,95—899,75 *мг/м³*. Наибольшего количественного развития осенью достигают Cyclops vicinus, Acanthocyclops vernalis, Bosmina longirostris.

Зимний зоопланктон составляют немногие виды, хорошо развивающиеся количественно. В декабре биомасса была равна 476,0—766,8 *мг/м³* за счет значительного развития ветвистоусых Daphnia longispina, D. hyalina, D. galeata и веслоногих Cyclops vicinus. Коловратки в декабре представлены в количественном отношении очень бедно. Интересно отметить среди них присутствие типично летней формы Pompholyx complanata. Небезынтересно отметить, что Daphnia longispina ведет себя как холодолюбивая форма в условиях крымских водохранилищ. К февралю в связи с общим похолоданием и снижением температуры воды биомасса зоопланктона сильно понизилась (до 4,11—15,8 *мг/м³* воды).

В отличие от водохранилищ степной зоны Украины, зоопланктон Симферопольского водохранилища в декабре характеризовался довольно высокими показателями количественного развития, составляя биомассу, близкую к биомассе летнего зоопланктона ряда водохранилищ Украины. В Днепровском водохранилище, например, средняя биомасса зоопланктона составляет 2400 *мг/м³*, но бывают годы, когда она равна 600 *мг/м³* (Мельников, 1955).

Вообще, по сравнению с водохранилищами юго-востока Украины, зоопланктон Симферопольского водохранилища качественно беднее, а количественно тоже не богат, в особенности летом. Максимальная биомасса зоопланктона наблюдалась весной, в мае.

Бедность видового состава зоопланктона обусловлена историческими условиями развития крымской фауны, носящей черты островного характера, т. е. обедненной в видовом отношении. Количественная бедность летнего зоопланктона обусловлена, по всей вероятности, выеданием его рыбами и снижением воспроизводительной способности вследствие недостаточного количества пищи в виде органического вещества.

VI

Донная фауна Симферопольского водохранилища в весенний период (апрель-май) 1955 г. характеризовалась бедностью видового состава и низкими показателями количественного развития. Многие участки дна, грунт которого состоит из известняка, лёсса, глины, совершенно не имели макрофауны. Лишь новозалитая зона на площади бывших огородов и садов относительно быстро заселялась вторичноводными животными, хорошо плавающими или имеющими крылатые летающие стадии: стрекозами, тендипедидами, кровососущими комарами семейства Culicidae, клопами. Численность донной фауны здесь достигала 400 экз/*м²* с биомассой 19,704 *г/м²*. Донную фауну составляли следующие формы: Ischnura elegans, Coenagrion mercuriale, Tendipes f. l. plumosus, Aëdes (Aëdimorphus) vexans, Culex sp., Notonecta glauca, Corixidae.

В летний период произошло некоторое дальнейшее обогащение качественного состава донной фауны и повышение ее численности. Однако распределение фауны по дну водохранилища было неравномерным и находилось в определенной зависимости от биотопов (табл. 3).

Глубоководная зона водохранилища (профундаль) на бывшем русле Салгира и в пойме, грунт дна которой представлен галькой, лёссом, песчаником и известняком, заселена преимущественно олигохетами (Limnodrilus hoffmeisteri, L. claparedeanus, L. parvus, Ilyodrilus hammoniensis). Численность их составляет 20—240 экз./*м²*, биомасса — 0,12 —1,62 *г/м²*.

Площади дна прибрежной зоны водохранилища, где грунт представлен глиной, известняком, прошлогодней разлагающейся растительностью

и детритом, населяет богатая донная фауна, состоящая из олигохет (Limnodrilus hoffmeisteri, L. claparedeanus, Ilyodrilus hammoniensis), моллюсков (Radix auricularia, R. ovata, R. pereger, Galba palustris, Anisus spirorbis, Planorbis planorbis) и личинок тендипедид (Polypedilum из группы nubeculosum, Polypedilum из группы scalaenum, Tendipes f. l. plumosus, T. f. l. reductus, T. f. l. semireductus). Количественное развитие этой фауны достигает 1400 экз/$м^2$, биомасса — 22,52 $г/м^2$. С биоценоти-

Таблица 3

Количество и биомасса донной фауны Симферопольского водохранилища в августе 1955 г.

Группы донной фауны	Приплотинная часть, профундаль	Срединная часть		Верхняя часть	
		профундаль	сублитораль	заросли макрофитов	литораль
	галька, глина, известняк	глина, известняк, труха	глина, известняк, отмершая растительность, детрит	рдесты, сусак зонтичный, частуха подорожниковая	лёсс, известняк, отмершая наземная растительность
Олигохеты	240* / 1,620	20 / 0,120	440 / 1,088	280 / 0,114	—
Моллюски	—	—	440 / 16,88	100 / 3,548	80 / 2,040
Личинка стрекоз	—	—	—	80 / 9,360	240 / 0,432
Личинки поденок	—	—	—	60 / 0,500	20 / 0,134
Личинки тендипедид	—	—	520 / 4,544	680 / 0,342	80 / 0,060
Общее количество и биомасса	240 / 1,620	20 / 0,120	1400 / 22,520	1200 / 13,864	420 / 2,666

* Числитель — количество животных на 1 $м^2$, знаменатель — их биомасса в граммах.

ческой точки зрения отмеченная фауна носит смешанный характер и состоит из фитофилов, пелофилов и пелореофилов, а по отношению к пище в ее составе мы различаем илофагов (олигохеты-тубифициды), детритофагов (личинки тендипедид), перифитофагов и макрофитофагов (большинство легочных моллюсков).

Макрофауна фитофильных биоценозов водохранилища отличалась относительным богатством качественного состава. Здесь обнаружено девять групп животных: гидрозои, олигохеты, моллюски, личинки поденок, стрекоз, тендипедид, кровососущих комаров, клопы и жуки. Растительная основа этих биоценозов состояла, главным образом, из небольших зарослей сусака зонтичного, рдестов и частухи подорожниковой. Количество фитофильной фауны, учтенное при помощи трала и пружинного дночерпателя, составляет 1200 экз/$м^2$, биомасса — 13,864 $г/м^2$. Преимущественное развитие имели следующие виды: Stylaria lacustris, Paranais naidina, P. uncinata, Radix ovata, Physa acuta, Bithynia tentaculata, Galba palustris, Anisus spirorbis, Coenagrion mercuriale, C. pulchellum, Cordulia aenea, Cloëon dipterum, Ordella horaria, Polypedilum из группы nubeculosum, Polypedilum из группы scalaenum, Tanytarsus из группы mancus, Limnochironomus из группы nervosus, Psectrocladius из группы psilopterus, Cricotopus из группы silvestris.

В осенний период (ноябрь 1955 г.) наблюдалось значительное обеднение качественного состава донной фауны во всех характерных биотопах водохранилища и снижение ее численности вследствие выедания бентосоядными рыбами, вселенными в водоем (лещ, тарань, голавль и др.). Численность донной фауны в профундали была порядка 20—40 экз./$м^2$ с биомассой 0,02—0,18 $г/м^2$, в литоральной зоне — 120—360 экз./$м^2$ с биомассой 0,248—1,096 $г/м^2$ (в основном за счет личинок тендипедид — Polypedilum из группы nubeculosum, Polypedilum из группы scalaenum, Tanytarsus из группы mancus, Endochironomus из группы dispar, Endochironomus из группы tendens) и олигохет (Stylaria lacustris, Paranais litoralis, P. naidina).

В зимний период (февраль 1956 г.) наблюдалось дальнейшее обеднение донной фауны как в качественном, так и в количественном отношениях, вследствие понижения температуры воды (и, следовательно, прекращения воспроизведения животных), снижения уровня воды, обнажения литоральной зоны и разрушения в этой зоне складывавшихся в летне-осенний период фитофильных и пелофильных биоценозов. Средняя численность донной фауны в это время едва достигала 80 экз./$м^2$ с биомассой 0,28 $г/м^2$ преимущественно за счет олигохет и личинок тендипедид.

С наступлением весны, с заполнением водохранилища водой до проектной отметки и повышением температуры воздуха и воды происходит восстановление донной фауны, обогащение ее качественного состава и увеличение количественного развития. Так, в мае 1956 г. в профундали водохранилища донная фауна, составлявшая в сумме 100 экз./$м^2$ с биомассой 0,252 $г/м^2$, была представлена олигохетами (Limnodrilus hoffmeisteri, Ilyodrilus hammoniensis) — 40 экз./$м^2$ с биомассой 0,16 $г/м^2$ и личинками тендипедид (Polypedilum из группы nubeculosum) — 60 экз./$м^2$ с биомассой 0,092 $г/м^2$.

Залитая осушная зона водохранилища начала снова заселяться донными животными, в особенности олигохетами-наидидами, легочными моллюсками, личинками стрекоз, поденок и тендипедид. Наибольшее значение в создании биомассы осушной зоны имели тендипедиды, они же являются первыми поселенцами, осваивающими новые биотопы. Биомасса донной фауны осушной зоны водохранилища весной колебалась в пределах 60—180 экз./$м^2$, биомасса — 0,02—0,248 $г/м^2$ в основном за счет личинок тендипедид (Polypedilum из группы nubeculosum, Tanytarsus из группы mancus, Cricotopus из группы silvestris, Endochironomus из группы dispar, Cryptochironomus из группы pararostratus). В пробах донной фауны, собранных дночерпателем в осушной зоне, встречались половозрелые формы дождевых червей.

Сублитораль водохранилища, слабо развитая в изучаемом водоеме вследствие большой крутизны берегов, имела более богатую донную фауну, чем литораль водохранилища. Количественное развитие донной фауны сублиторали — 620 экз./$м^2$, биомасса — 3,156 $г/м^2$; преимущественное развитие имеют олигохеты, моллюски и личинки тендипедид.

Сравнивая полученные результаты изучения донной фауны Симферопольского водохранилища с таковыми водохранилищ степной зоны Украины (Лубянов, 1952, 1953), мы приходим к заключению, что фауна дна нового крымского водохранилища характеризуется бедностью видового состава и низкими показателями количественного развития. Привлекает внимание прежде всего бедность видового состава первичноводной фауны беспозвоночных. Здесь отсутствуют полихеты, жаберные моллюски, высшие ракообразные и многие другие.

Я. Я. Цееб, занимавшийся гидробиологическим изучением ряда крымских водохранилищ, в работе 1934 г. отмечает, что бентос этих водоемов отличается значительной бедностью. О низкой биологической продуктивности крымских водохранилищ и возможности ее повышения говорится в другой работе Я. Я. Цееба (1947). В ряде новейших сводок по истории крым-

ской гидрофауны и ее происхождению (Цееб, 1947а; Пузанов, 1949) констатируется, что крымская фауна отличается характерными особенностями островных фаун: дефектностью, особенно заметной среди пресноводных животных, и наличием эндемиков. Вместе с тем крымская фауна имеет определенные черты сходства с фаунами сопредельных стран и средиземноморского юга.

Бедность качественного состава донной фауны Салгира, которая определялась историческими причинами, наложила свой отпечаток на становление донной фауны Симферопольского водохранилища, так как исходный комплекс, ее биофонды были небогатыми в самой реке.

Казалось бы, исходя из опыта изучения формирования фауны искусственных водоемов степной зоны Украины, значительную биомассу донной фауны в водохранилище могли бы создать и немногие ее виды. Но этого не произошло по двум причинам: 1) вследствие выедания бентоса многочисленными рыбами, вселенными в водохранилище, 2) из-за низкой аккумуляции биогенных веществ в водоеме, слабого развития фитопланктона, малого притока органических веществ в толщу и на дно водохранилища, на базе которых могли бы развиться многочисленные микроорганизмы — первые неотъемлемые звенья биологического продуцирования во всех водоемах.

Здесь, как и в других изучаемых нами водоемах, мы смогли убедиться в органической связи и зависимости формирования биологического режима водохранилища от мощности биофондов исходного водоема, биоэкологической обеспеченности основных форм гидрофауны и круговорота веществ в данном водоеме, обусловленного историко-геологическими причинами. Весь процесс становления гидрофауны Симферопольского водохранилища можно наилучшим образом объяснить, исходя из правила биологической продуктивности водоемов В. И. Жадина (1950).

VII

Учитывая бедность качественного состава донной фауны Симферопольского и других водохранилищ Крыма, Институт гидробиологии уже в 1955 г. осуществил первые опыты (под руководством П. А. Журавля) по обогащению естественной кормовой базы рыб путем вселения новых видов беспозвоночных животных как из обычной пресноводной фауны, так и из лиманно-морского комплекса (каспийского типа), хорошо прижившихся в искусственных водоемах Украины и обладающих высокой производительной способностью.

В 1956 г. уже установлен факт приживания в водохранилище моллюсков Viviparus viviparus, Lithoglyphus naticoides, бокоплавов Dikerogammarus haemobaphes, мизид Mesomysis kowalewskyi, Limnomysis benedeni. Численность особей пока еще мала, и они вылавливаются поэтому лишь единичными экземплярами. Расширение этих опытов на крымских водохранилищах даст возможность обогатить крымскую фауну новыми видами, тем самым улучшить естественную кормовую базу рыб и повысить биологическую продуктивность водохранилищ.

ВЫВОДЫ

1. Фитопланктон Симферопольского водохранилища представлен небольшим количеством видов — около 40. Наиболее благоприятные условия в водоеме складывались для развития олигосапробов: Ceratium hirundinella, Dinobryon divergens, Asterionella formosa, Melosira italica v. tenuissima, Cyclotella Kützingiana. Общее количество клеток редко превышало 3 млн. Синезеленые в фитопланктоне водохранилища, представленные бедно в качественном и количественном отношениях, не вызывают «цветения» воды, очень характерного для водохранилищ степной зоны Украины (Днепровского, Каховского и др.). Для увеличения биомассы

фитопланктона как одного из основных начальных звеньев биологического продуцирования мы считаем возможным применение органических и минеральных удобрений в Симферопольском водохранилище.

2. Изучение становления зоопланктона Симферопольского водохранилища показало, что он характеризуется бедностью видового состава, особенно в сравнении с водохранилищами степной зоны Украины, и невысокими показателями количественного развития. Бедность видового состава зоопланктона обусловлена историческими причинами формирования крымской пресноводной фауны, имеющей хорошо выраженный островной характер и лишенной многих видов животных, обитающих в соседних бассейнах. Количественная бедность летнего зоопланктона обусловлена, по-видимому, выеданием его рыбами и снижением воспроизводительной способности вследствие недостаточного количества пищи для зоопланктонов в виде органического вещества и детрита. Целесообразно с рыбохозяйственной точки зрения организовать в заливах водохранилища искусственное разведение зоопланктона (в небольших заливчиках по типу дафниевых ям).

3. Донная фауна Симферопольского водохранилища отличается бедностью качественного состава и невысокими показателями количественного развития. Максимальные величины наблюдались летом в тех биотопах, где грунт представлен глиной, известняком с массой гниющей растительности и детрита. Основное значение в биомассе имели олигохеты, легочные моллюски и личинки тендипедид. Наиболее богатый качественный состав макрофауны наблюдался в фитофильных биоценозах. Профундаль водохранилища имеет бедную донную фауну, состоящую преимущественно из олигохет (Limnodrilus hoffmeisteri, L. claparedeanus, L. parvus, Ilyodrilus hammoniensis). Новозалитая зона водохранилища быстро осваивалась тендипедидами, стрекозами, кровососущими комарами, клопами. Наиболее высокие показатели количественного развития донной фауны наблюдались в весенне-летний период; в осенне-зимний период имело место значительное падение численности донной фауны вследствие падения уровня воды в водохранилище, обнажения и осушения литоральной зоны, выедания бентоса рыбами и прекращения воспроизводства беспозвоночных в связи с понижением температуры воды. Низкие показатели количественного развития донной фауны объясняются, кроме того, малой аккумуляцией биогенных веществ в водохранилище, слабым развитием фитопланктона и высшей водной растительности, малым притоком органических веществ и детрита в толщу и на дно водоема.

4. С целью повышения рыбопродуктивности Симферопольского водохранилища и улучшения кормовой базы рыб в него был вселен в плановом порядке ряд полезных беспозвоночных животных. Установлен факт приживаемости в водохранилище моллюсков Viviparus viviparus, Lithoglyphus naticoides, бокоплавов Dikerogammarus haemobaphes, мизид Mesomysis kowalewskyi, Lymnomysis benedeni.

ЛИТЕРАТУРА

Жадин В. И., 1950. Общие вопросы, основные понятия и задачи гидробиологии пресных вод. Жизнь пресных вод СССР, т. III.

Лубянов И. П., 1952. Донная фауна Днепровского водохранилища и вопросы биологической продуктивности, Зоол. ж., т. XXXI, вып. 3.— 1953. О формировании и путях направленного изменения донной фауны малых водохранилищ юго-востока Украины, Зоол. ж., т. XXXII, вып. 6.

Лукин Е. И., 1931. Hydracarina Крыма, Тр. IV Всес. съезда зоол., анат. и гистол.

Мельников Г. Б., 1955. Зоопланктон озера Ленина (Днепровского водохранилища) после его восстановления, Вестн. Днепропетровск. н.-иссл. ин-та гидробиол., т. XI.

Пузанов И. И., 1949. Своеобразие фауны Крыма и ее происхождение. Уч. зап. Горьковск. ун-та, вып. 14.

Уломский С. Н., 1955. Планктон внутренних водоемов Крыма и его биомасса, Тр. Карадагск. биол. ст., вып. 13.— 1955а. К экологии ракообразных и коловраток внутренних водоемов Крыма, там же.

Цееб Я. Я., 1934. Результаты и перспективы гидробиологического изучения крымских водохранилищ, Тр. Крымск. н.-иссл. ин-та национально-культ. строительства и краевед.— 1947. Хозяйственное значение стоячих водоемов Крыма с биологической точки зрения, Изв. Крымск. пед. ин-та, т. XII.— 1947а. Зоогеографический очерк и история крымской гидрофауны, Уч. зап. Орловск. пед. ин-та, сер. естествозн. и химии, вып. 2.

Цееб Я. Я., Делямуре С. Л., 1938. Материалы по фауне пресноводных рыб Крыма, Изд. Крымск. пед. ин-та.

FORMATION OF ZOOPLANKTON AND BENTHAL FAUNA OF SIMFEROPOL WATER RESERVOIR IN THE CRIMEA

G. B. MELNIKOV and *I. P. LUBYANOV*

Research Institute of Hydrobiology, Dnepropetrovsk State University

Summary

The authors carried out the study of hydrofauna formation of Simferopol water reservoir built on the Salgir-river. The study was carried out in the first two years of the existence of the above reservoir (1955—1956). Zooplankton is characterized by the scarcity of specific composition and low indices of the quantitative development (0.2—0.9 *g* pro m^3, maxim. 2.24 *g* pro m^3). The benthal fauna is characterized by the following indices: 0.12—13.8—19.7—22.5 *g* pro m^2. The following new animal species were introduced into the water reservoir under study: Viviparus viviparus, Lithoglyphus naticoides, Dikerogammarus haemobaphes, Mesomysis kowalewskyi, Limnomysis benedeni.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1958, том XXXVII, вып. 6

РЕАКЦИИ ONCOMELANIA HUPENSIS НА СВЕТ

СУ ДЭ-ЛОН

Кафедра эпидемиологии санитарно-гигиенического факультета I Шанхайского медицинского института

В одной из предыдущих работ автором установлено, что большое скопление моллюсков Oncomelania hupensis на почве наблюдается в тех местах, где имеется травяной покров. Автор полагает, что трава оказывает косвенное влияние на распределение моллюсков по поверхности почвы, а факторами, оказывающими прямое влияние, являются свет, температура, вода, пища и кислород. Наблюдения показали, что зимнее распределение моллюсков по берегу реки аналогично летнему. Влияние различных факторов на жизнедеятельность моллюсков необходимо изучать каждый в отдельности. Настоящая статья посвящена вопросу о реакции моллюсков на свет.

Kawamoto, изучавший реакции Oncomelania nosophora, показал, что моллюски отрицательно реагируют на прямой сильный свет, положительно — на слабый (обычный свет комнаты), и что в разные времена года их реакции неодинаковы. Экспериментами Санитарного экспериментального института доказано, что при наличии и сильного и слабого света Oncomelania стремятся к сильному свету.

МЕТОДИКА

Работа проводилась в темной комнате. Для опыта мы использовали два куска стекла размером 60×45 *см*. К одной стороне каждого стекла была приклеена черная бумага. Один кусок стекла мы поместили над другим, так что поверхности стекол, к которым не была приклеена бумага, оказались обращенными друг к другу. Вдоль более длинного края были проложены резиновые трубки диаметром 1 *см*. Таким образом, получилась камера высотой 0,6 *см*. Источник света располагался у отверстия камеры. По середине стекол была проведена прямая линия. Моллюсков размещали вдоль этой линии рот за ртом, спина за спиной (обычно 20 шт.). Нижнее стекло было покрыто очень тонким слоем воды для облегчения движения моллюсков. Сила света определялась при помощи люксметра.

Следы и скорость движения моллюсков регистрировались по «методу проявления следов моллюсков» Чуана, заключающемуся в следующем. Моллюски при движении по стеклу оставляют тонкий слой слизи, которая, если стекло предварительно покрыто тонким слоем жидкой земли, приклеивает частицы последней. После опыта водой осторожно смывают не приклеившиеся частицы, затем стекло покрывают 1%-ным раствором синьки, поглощаемым землей. Остаток синьки слегка обмывают проточной водой, после чего на стекле остаются следы, которые могут сохраняться долгое время. При помощи описанного метода можно не только установить направление движения моллюсков, но и очень точно вычислить скорость этого движения.

Исследования проводились при температуре 20—22°.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТА

1. Поведение моллюсков при отсутствии освещения. Камера была оставлена в полной темноте на 0,5 часа. Беспорядочное движение моллюсков показано на рис. 1, *1*. За 1 мин. моллюски в темноте продвинулись по стеклу на 0,343 *см* (средняя ошибка 0,0514 *см/м*).

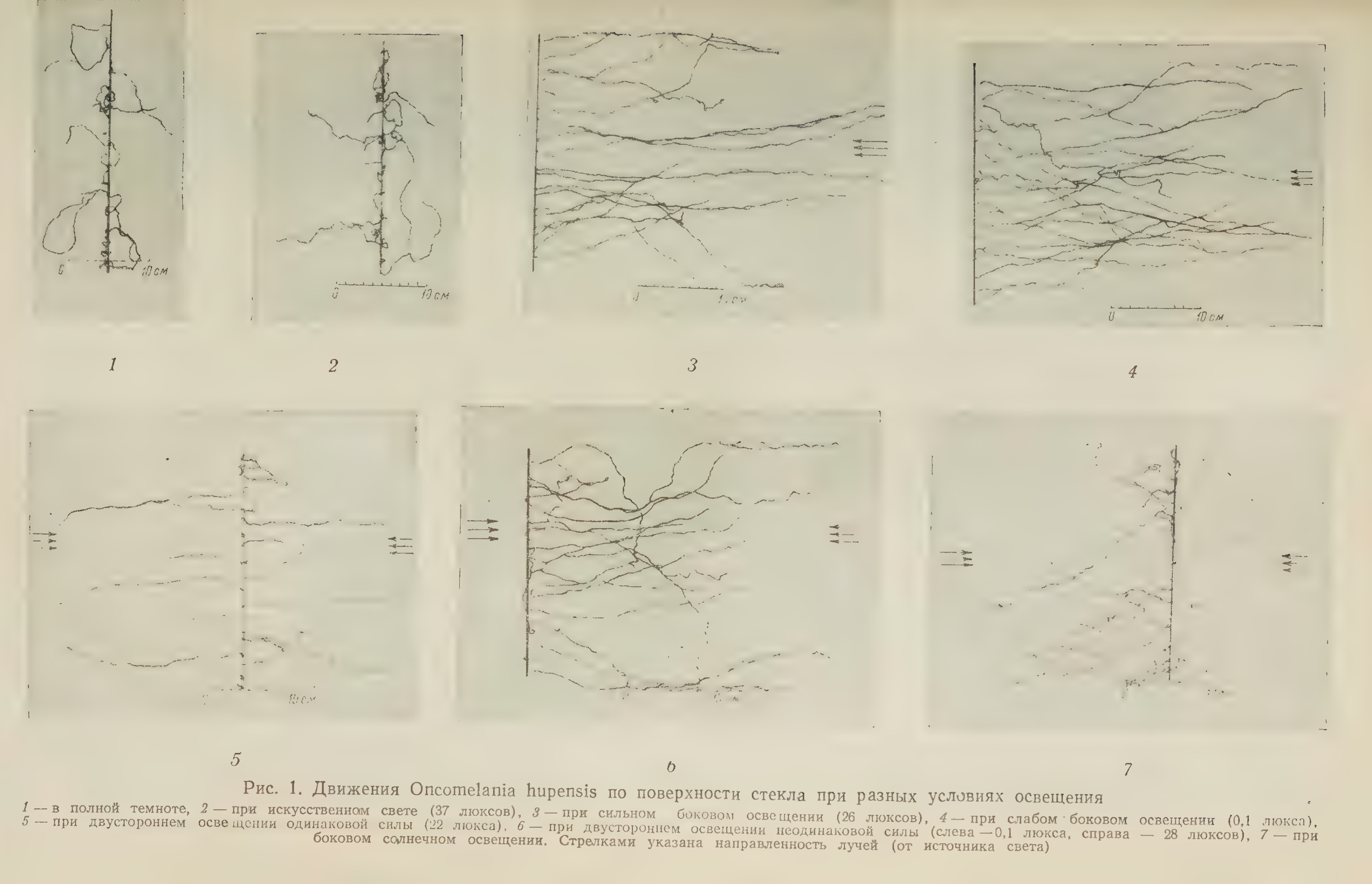


Рис. 1. Движения Oncomelania hupensis по поверхности стекла при разных условиях освещения

1 — в полной темноте, *2* — при искусственном свете (37 люксов), *3* — при сильном боковом освещении (26 люксов), *4* — при слабом боковом освещении (0,1 люкса), *5* — при двустороннем освещении одинаковой силы (22 люкса), *6* — при двустороннем освещении неодинаковой силы (слева — 0,1 люкса, справа — 28 люксов), *7* — при боковом солнечном освещении. Стрелками указана направленность лучей (от источника света)

2. Поведение моллюсков при полном освещении. Верхнее стекло было удалено. В месте пребывания моллюсков освещенность была равна 37 люксам. Исследование продолжалось 0,5 часа. При этих условиях, как видно из рис. 1,*2*, скорость движения моллюсков на стекле составляла 0,307 *см*/мин. (средняя ошибка 0,047 *см*/мин., что приближается к скорости движения в полной темноте. Движения также не имели направленности.

3. Фототаксис моллюсков.

а) У одного конца камеры был поставлен источник света. В месте пребывания моллюсков сила света составляла 26 люксов. Опыт продолжался 1 час. На рис. 1,*3* виден резко выраженный фототаксис. Скорость движения моллюсков в среднем — 0,562 *см*/мин. (средняя ошибка 0,052 *см*/мин.).

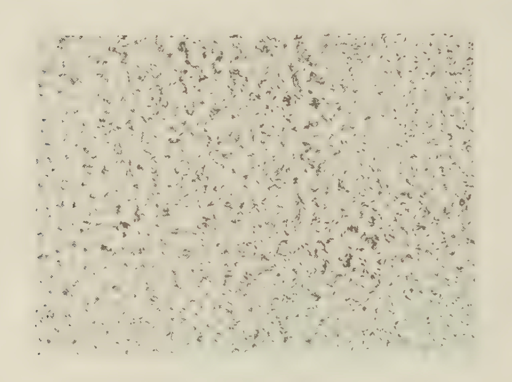


Рис. 2. Равномерное распределение моллюсков на поверхности стекла

б) Опыт повторен при уменьшении освещенности до 0,1 люкса. Из рис. 1,*4* видно, что и в этом случае был выражен фототаксис: все 20 моллюсков стремились к источнику света. Скорость движения в среднем — 0,691 *см*/мин (средняя ошибка 0,0416 *см*/мин.).

в) На обоих концах камеры были поставлены источники света одинаковой силы. В месте нахождения моллюсков они составляли 22 люкса. Исследование продолжалось 0,5 часа. Из рис. 1,*5* видно, что моллюски в одинаковой мере стремились к обоим источникам света. Скорость движения в среднем — 0,414 *см*/мин. (средняя ошибка 0,0707 *см*/мин.).

г) На обоих концах камеры были поставлены источники света неодинаковой силы. С одной стороны в месте пребывания моллюсков сила света составляла 28 люксов, с другой — 0,1 люкса. Исследование продолжалось 0,5 часа. Из рис. 1,*6* видно, что моллюски стремились к более сильному свету (28 люксов). Скорость движения в среднем—0,539 *см*/мин. (средняя ошибка 0,1022 *см*/мин.).

д) Установив наличие фототаксиса при слабой освещенности, мы поставили целью выяснение вопроса о реакции моллюсков на сильный свет. Отверстие камеры было направлено к солнечному свету (опыт ставился в марте в 8 час. утра); с противоположной стороны источника света не было. Наблюдение продолжалось 1,5 часа. На рис. 1,*7* виден резко выраженный отрицательный фототаксис. Скорость движения в среднем составляла 0,253 *см*/мин. (средняя ошибка 0,049 *см*/мин.).

4. Определение оптимальной освещенности. На дне деревянного ящика (без верхней стенки) длиной 66, шириной 50 и высотой 13 *см* мы поместили кусок оконного стекла размерами 60×45 *см*, покрытый листом фильтровальной бумаги, смоченной водой. На листе бумаги мы равномерно разместили несколько тысяч моллюсков (рис. 2). Над этим стеклом на расстоянии 0,5 *см* был подвешен кусок стекла такого же размера, на котором были наклеены бумажные полосы черного цвета шириной в 6,8 *см*, с промежутками между лентами 3,4 *см*. На фильтровальной бумаге карандашом было отмечено расположение бумажных лент. Ящик был выставлен на солнечный свет (в апреле 1954 г.). Таким образом, часть моллюсков находилась на освещенной части стекла, а остальные — в темноте. Те и другие могли свободно передвигаться. Температура равнялась 27°. Были проведены наблюдения над распреде-

лением моллюсков на затемненной и освещенной частях стекла при разной силе света, изменяемой через каждые 0,5 часа. Освещенность мы регулировали при помощи белой бумаги, тем или иным количеством листов которой накрывали верхнее стекло. Результаты наблюдений приведены на рис. 3. На основании этих данных составлена диаграмма (рис. 4), из

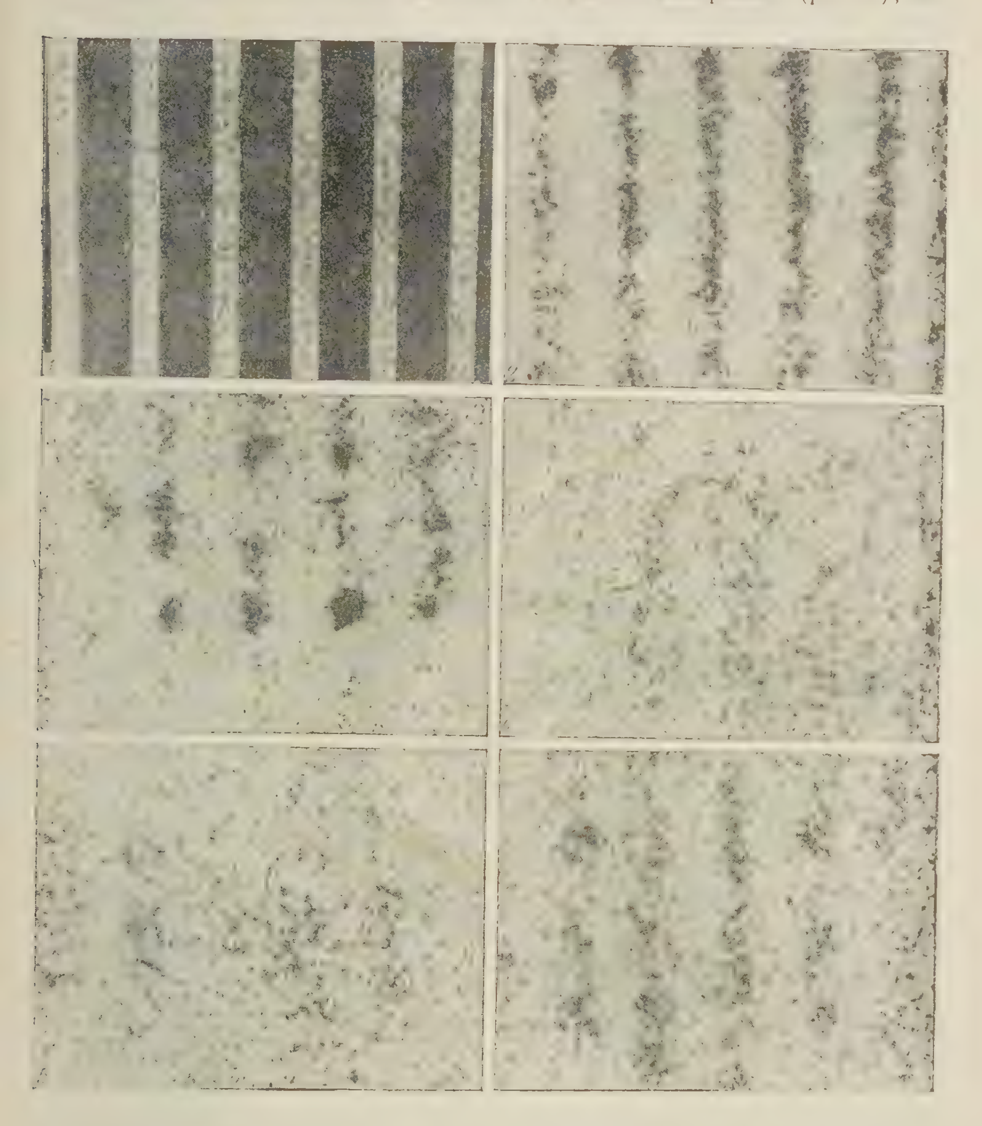


Рис. 3. Распределение моллюсков на поверхности стекла, прикрытого другим стеклом с наклеенными полосами черной бумаги, при разных условиях освещения

1 — при прямом воздействии света — начало опыта (вид сверху), *2* — при силе света в 70 000 люксов (89,1% моллюсков находятся в затемненной части), *3* — 20 000 люксов (76,3% в затемненной части), *4* — 7000 люксов (62,9% в затемненной части), *5* — 2600 люксов (41,3% в затемненной части), *6* — 1000 люксов (31,1% моллюсков в затемненной части)

которой видно, что равномерное распределение моллюсков наблюдается при освещенности в 3600—3800 люксов. Эта освещенность может считаться оптимальной.

Данный вывод подтверждается и наблюдениями в природе. При прямом сильном солнечном свете и отсутствии травы на участке земли мол-

люски в течение 1—2 час. скрывались под укрытиями. В любое время года, в солнечный день освещенность на земле превышает 4000 люксов, и при этих условиях моллюскам приходится скрываться под травой или камнями. Они становятся подвижными только при снижении интенсивности света, что наблюдается на утренней заре, на закате или в облачные дни. Продолжительность периодов, когда освещенность не достигает 4000 люксов, в разные сезоны различна, однако обычно она больше зимой, чем летом. Конечно, поведение моллюсков зависит не только от освещенности поверхности земли, но и от других факторов, например, температуры. Весной и осенью как освещенность, так и температура являются наиболее благоприятными для жизнедеятельности моллюсков O. hupensis.

Наблюдавшиеся нами особенности реакций моллюсков на свет подтверждаются наблюдениями над поведением их в природе. В солнечные светлые дни на открытом участке земли моллюски всегда неподвижны ввиду резко выраженного отрицательного фототаксиса. Летом на берегу реки они в подавляющем большинстве случаев скрываются под травой, камнями и в трещинах земли. Моллюски выползают из-под укрытий для копуляции и в поисках пищи, что наблюдается в пасмурные дни, а в ясные дни — ночью и вечером. В мае и июне — в период дождей — моллюски наиболее подвижны, количество их на поверхности земли достигает максимума. Борьба с моллюсками возможна путем удаления травяного покрова на берегах рек и каналов с одновременной утрамбовкой земли. В южной провинции Анхой, в гористых местностях, где на берегах рек моллюски немногочисленны, травы очень мало или ее вовсе нет. Так как в течение дня моллюски бо́льшую часть времени проводят под укрытиями, то для их истребления следует применять только такие средства, которые имеют продолжительное действие.

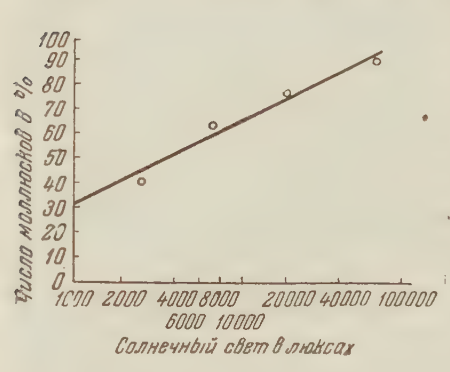


Рис. 4. Распределение моллюсков на поверхности стекла в зависимости от его освещенности

Моллюски, находящиеся в воде, располагаются у ее поверхности, что отчасти объясняется фототаксисом. Вследствие этого верхние слои воды в местности, неблагополучной по шистозомозу, представляют бо́льшую опасность, нежели более глубокие. Реконструкция оросительных каналов (превращение их из открытых в закрытые) должна привести к исчезновению моллюсков. Однако практическое осуществление этого мероприятия является весьма трудным.

ВЫВОДЫ

1. Моллюски Oncomelania hupensis чувствительны к свету и, очевидно, избегают прямого солнечного освещения.

2. При средней силе света моллюски передвигаются быстрее, чем при сильном свете или в полной темноте. Наиболее благоприятные условия освещенности для моллюсков находятся, вероятно, в пределах 3600—3800 люксов.

3. Уничтожение травы на берегах рек и утрамбовка земли создают неблагоприятные условия для существования моллюсков, что может явиться одним из экологических методов борьбы с ними.

Автор выражает благодарность тов. Сюй Линь-хэ, который перевел эту работу на русский язык.

RESPONSES OF THE MOLLUSCS ONCOMELANIA HUPENSIS TO LIGHT

SU DE-LON

Chair of Epidemiology of Sanitary-Hygienic Faculty, ist Changhai Medical Institute

Summary

The molluscs Oncomelania hupensis are sensitive to light and apparently avoid direct sunlight.

At a moderately bright light the molluscs move more rapidly than at strong light or in whole darkness. Most favourable conditions of illumination for these molluscs are probably within the range of 3,600 to 3,800 luxes.

Extermination of grasses on river banks and ramming of soil create unfavourable conditions for the existence of the above molluscs and may serve as one of ecological methods of their control.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1958, том XXXVII, вып. 6

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ВИДОВ CALANUS FINMARCHICUS S. L.[1]

В. А. ЯШНОВ

Московский государственный университет

О генетических связях между видами Copepoda, остатки которых, за редчайшими исключениями, не сохраняются в отложениях морских и пресноводных водоемов, можно судить только по их современному распространению, а также на основании сравнительно-морфологического анализа. В настоящей статье нами делается попытка разрешить этот вопрос в отношении тех видов рода Calanus, которые большинством исследователей до самого последнего времени объединялись под названием C. finmarchicus s. l.

Отметим сначала коротко существовавшие ранее представления о систематическом положении видов этой группы. Виды, описанные из различных районов Мирового океана под разными названиями (C. finmarchicus, C. septentrionalis, C. helgolandicus, C. spitsbergensis и др.), в конце прошлого столетия были сведены Гисбрехтом (W. Giesbrecht, 1892) в один вид — C. finmarchicus. Через десятилетие, в самом начале текущего столетия, Сарс (G. O. Sars, 1901) восстановил самостоятельность C. helgolandicus, справедливо указав, между прочим, что вид, который был описан и изображен в монографии Гисбрехта под названием C. finmarchicus, на самом деле должен считаться C. helgolandicus. Несмотря на это, многие исследователи, особенно среди экологов, продолжали придерживаться точки зрения Гисбрехта и считали C. helgolandicus синонимом C. finmarchicus. Значительную роль в сохранении длительного господства этого мнения сыграли работы Мразека (A. Mrazek, 1902) и Вита (C. With, 1915), ошибочно отрицавших наличие морфологических отличий между упомянутыми видами.

Однако более детальное изучение морфологии видов C. finmarchicus s. l., проведенное в недавнее время, спустя 50—60 лет после появления монографий Гисбрехта и Сарса, показало, что представление о широком распространении во всех морях и океанах вида, называемого C. finmarchicus, не может считаться соответствующим действительности. В 1948 г. К. А. Бродский описал новый тихоокеанский вид — C. pacificus, отличающийся по ряду признаков от типичного C. finmarchicus. В следующем году была опубликована работа Риса (C. B. Rees, 1949), в которой морфологически разграничиваются два встречающихся в Северном море вида — C. finmarchicus s. str. и C. helgolandicus; впрочем, автор считает их скорее формами, связанными клинальной изменчивостью. Наконец, нами (Яшнов, 1955) при изучении морфологии особей, собранных в различных морях западного и восточного полушарий, был выделен новый вид — C. glacialis, широко распространенный в арктической области; в этой ра-

[1] Доложено на заседании юбилейной сессии Московского общества испытателей природы 24 декабря 1955 г.

боте были отмечены также особенности строения и ареалы распространения всех видов, входящих в группу C. finmarchicus s. l.

Таким образом, мы считаем, что в морях северного полушария встречаются четыре вида группы C. finmarchicus s. l.,а именно — C. finmarchicus (Gunner), C. glacialis Jaschnov, C. helgolandicus (Claus) и C. pacificus Brodsky.

Несомненно, что виды C. finmarchicus s. l., несмотря на наличие ряда признаков, позволяющих легко отличать их друг от друга, представляют группу генетически весьма близких видов, дифференциация которых, как можно предположить, произошла в сравнительно недавнее геологическое время.

С систематической точки зрения прежний вид C. finmarchicus s. l. может считаться надвидом, объединяющим несколько видов, различающихся между собой по морфологическим признакам, а также по своим ареалам.

Прежде чем перейти к рассмотрению основного вопроса о происхождении видов C. finmarchicus s. l., необходимо сначала остановиться на некоторых других, тесно с ним связанных.

Прежде всего следует определить, являются ли рассматриваемые виды, как мы убеждены, самостоятельными видами или их, как это часто принимается, надо считать только морфами, образующимися под воздействием изменяющихся температурных условий среды.

Приведем несколько соображений, подтверждающих нашу точку зрения.

Температура воды в различных районах морей северного полушария, простирающихся от тропиков до арктической области, колеблется, как известно, в весьма широких пределах, поэтому температура, при которой начинается размножение популяций C. finmarchicus s. l., также может быть весьма различной. Если рассматривать отдельные виды только как морфы, то мы вправе были бы ожидать нахождения между ними целого ряда переходных форм, развивающихся и обитающих в воде с различной температурой. Однако этого в природе не наблюдается. Напротив, в тех районах, где особи различных видов встречаются совместно, они легко могут быть разделены на отдельные группы. Подтвердим это несколькими примерами.

В Северном море обычными компонентами зоопланктона являются два вида — C. finmarchicus s. str. и C. helgolandicus. На картах, помещенных в вышеупомянутой работе Риса, хорошо видно, что первый вид распространен преимущественно в северной половине моря, второй — в южной, в срединных же районах моря оба вида встречаются одновременно, но в разное время года доминирующее положение занимает то один, то другой вид, что стоит в связи с динамикой вод этого моря. Однако, как отмечает автор, никогда не возникало никаких сомнений в правильности определения не только зрелых самок, но и V возрастной стадии. К этому следует еще добавить, что промежуточных форм не было найдено.

То же самое мы можем отметить и по нашим материалам. В пробах планктона, собранного в Карском море северо-восточнее мыса Желания, были обнаружены особи двух видов — C. finmarchicus s. str. и C. glacialis. Оба вида отличаются друг от друга по ряду морфологических признаков, а также по величине. На прилагаемом графике (рис. 1) представлены результаты измерений (с точностью до 0,2 *мм*) общей длины тела всех 229 экз. V возрастной стадии, находившихся в одной пробе планктона. Вся популяция легко разделяется на две группы, различающиеся не только по морфологическим признакам, но и по величине. Особи первой группы — C. finmarchicus s. str. отличаются меньшими размерами (от 2,7 до 3,8 *мм*) от особей второй группы — C. glacialis (от 4,0 до 4,9 *мм*). Первый вид в этот район Карского моря приносится течением из Баренцова моря, второй является местным видом.

Нахождение в одном районе двух различных популяций неоднократно отмечалось и другими исследователями. В южной части Девисова пролива Есперсен (P. Jespersen, 1934) обнаружил присутствие двух групп C. finmarchicus s. l. Помещенные в его работе кривые имеют явно выраженную двувершинность. Длина переднего отдела тела у самок одной группы, включающей C. finmarchicus s. str., была значительно меньше (от 2,4 до 3,5 *мм*), чем у самок второй группы, состоящей только из C. glacialis (от 3,5 до 4,5 *мм*). Характер распределения обеих популяций — приуроченность C. glacialis к холодным береговым водам Гренландии и Лабрадора и почти полное отсутствие этого вида в центральных частях пролива, где, наоборот, главное значение приобретает C. finmarchicus s. str., резко подчеркивает зависимость распределения этих видов от распределения различных водных масс. Также и в других случаях, когда производились измерения длины тела особей из тех районов, в которых совместно встречаются C. finmarchicus s. str. и C. glacialis, получаемые кривые всегда отличаются ясно выраженной двувершинностью. Такие кривые Стёрмер (L. Störmer, 1929) получил по материалу, собранному у западных берегов Гренландии, а В. Г. Богоров (1934) — в северной половине Баренцова моря. Разумеется, нельзя говорить вообще об отсутствии изменчивости у видов C. finmarchicus s. l., наоборот — каждый вид отличается ясно выраженной индивидуальной, сезонной и локальной изменчивостью, только пределы изменений для них оказываются меньшими, чем это ранее принималось.

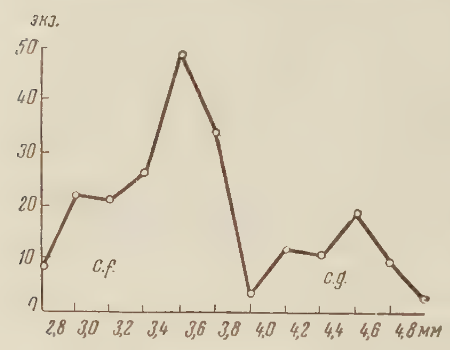


Рис. 1. Длина V возрастной стадии смешанной популяции C. finmarchicus s. str. (*C. f.*) и C. glacialis (*C. g.*). Карское море северо-восточнее мыса Желания. Сентябрь 1927 г.

Таким образом, мы приходим к заключению, что нет основания считать виды, объединяемые нами в надвид C. finmarchicus s. l., локальными или сезонными морфами одного вида. По строению и распространению эти виды хорошо характеризуются. Признание самостоятельности отдельных видов позволяет значительно полнее и точнее изучить их экологию и делает совершенно излишними всякого рода предположения о физиологической неоднородности популяций (F. S. Russell, 1928), двухгодичном цикле для крупной генерации (L. Störmer, 1929) и т. п.

Остановимся далее на распространении видов C. finmarchicus s. l. Как видно из прилагаемой карты (рис. 2), их ареалы пространственно разобщены. C. glacialis является арктическим видом, широко распространенным по всей арктической области. Южная граница распространения, определяемая проникновением на юг холодных вод полярных течений, проходит в Атлантическом океане южнее Ньюфаундленда, в Тихом океане — по северной части Японского моря. С глубинными холодными водами C. glacialis может переноситься далеко на юг, он был обнаружен нами в глубоких слоях воды с отрицательной температурой в южной части Норвежского моря вплоть до порога Уайвилля Томсона.

Остальные виды относятся к числу бореальных. C. finmarchicus s. str. является массовой формой планктона северной части Атлантического океана. Северная граница распространения этого вида претерпевает сильные изменения в различные сезоны и в различные годы. Теплые течения в период максимального развития могут переносить особей этого вида далеко на север. В Баренцово море C. finmarchicus s. str. вносится Нордкапским течением, в летнее время этот вид широко распространен в южной части моря и вместе с поверхностным течением переносится вдоль Новой Земли

до Карского моря. Такое же продвижение на север, как уже отмечалось, наблюдается в летние месяцы в центральных частях Девисова пролива и Баффинова залива. C. helgolandicus, в противоположность предыдущему виду, распространен в более южных широтах Атлантического океана.



Рис. 2. Области распространения видов C. finmarchicus s. l. в летнее время (схематично)

C. f.—C. finmarchicus s. str., *C. g.* — C. glacialis, *C. h.*— C. helgolandicus, *C. p.*— C. pacificus

Так как оба вида большинством исследователей ранее не различались, то установление точных границ их распространения сильно затрудняется; во всяком случае можно лишь отметить, что севернее Северного моря C. helgolandicus с достоверностью еще никем не указывался. C. pacificus встречается в дальневосточных морях от южной части Охотского моря до Желтого моря, а также в северо-западной части Тихого океана. Вопрос о возможности нахождения еще одного близкого вида в восточной части Тихого океана пока остается открытым (Яшнов, 1957а).

Границы распространения видов C. finmarchicus s. l., разумеется, нельзя считать постоянными. В зависимости от распределения водных масс, с которыми они связаны, эти границы претерпевают сезонные и годовые колебания, в одних местах сравнительно небольшие, в других (как, например, в Баренцовом море) захватывающие большие пространства. К этому надо еще добавить, что установление точных границ распространения того или иного вида усложнено еще одним обстоятельством. Дело в том, что организмы планктона распределены в трехмерной толще воды, другими словами, пограничный район на карте распространения двух видов с соприкасающимися ареалами может занимать большую площадь, если поверхностные и глубинные воды, населенные различными видами, различаются между собою, как это нередко наблюдается, не только по температуре, но и по своему происхождению. В качестве примера рассмотрим обнаруженное нами распределение C. glacialis и C. finmarchicus s. str. на разрезе от берегов Норвегии до о. Медвежий (рис. 3). Нижние слои воды заселены популяцией C. glacialis, проникнувшей вместе с холодной водой из района, лежащего северо-восточнее, а в поверхностных и срединных слоях воды встречается C. finmarchicus s. str., принесенный из Норвежского моря Нордкапским течением. Хотя особи обоих видов про-

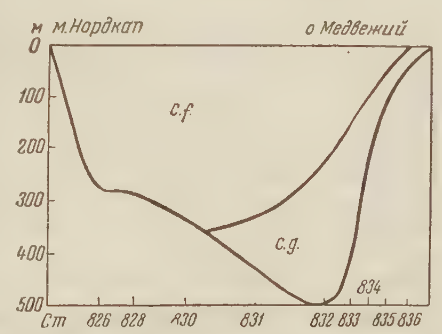


Рис. 3. Вертикальное распределение C. finmarchicus s. str. (*C. f.*) и C. glacialis (*C. g.*) на разрезе мыс Нордкап — о. Медвежий. Август 1947 г.

странственно разобщены, нельзя обычным способом нанести на карту истинные границы их распространения.

Таким образом, на основании вышеизложенных соображений, мы приходим к заключению, что виды C. finmarchicus s. l. можно отнести к числу аллопатрических видов, географически исключающих друг друга.

Конечно, нельзя отрицать возможности образования гибридных форм между видами C. finmarchicus s. l. Так как ареалы различных видов в определенных районах не только соприкасаются, но могут, как отмечалось выше, накладываться друг на друга, а поднимающиеся при суточных или сезонных вертикальных миграциях особи различных видов могут встречаться в одном и том же слое воды, то, очевидно, этим самым облегчается появление гибридных форм. Возможно, что к их числу следует отнести обнаруженных в таких районах самок C. finmarchicus s. str., у которых продольные ряды зубцов на базиподитах ног V пары образуют слабо выраженный изгиб. Такие особи были найдены нами в Гренландском и Баренцовом морях, а также были описаны для северного побережья Норвегии (S. M. Marshall, A. P. Orr and C. B. Rees, 1953). Впрочем, этот вопрос остается еще не вполне ясным, и из-за отсутствия большого числа наблюдений пока еще трудно решить, являются ли эти формы гибридными или же следует признать, что характер вооружения базиподитов ног V пары самок C. finmarchicus s. str. может в известной мере варьировать. Насколько можно судить по имеющимся материалам, вторая точка зрения кажется более вероятной.

Перейдем теперь к вопросу о родственных отношениях между видами C. finmarchicus s. l. Как нами было показано в работе по изучению сравнительной морфологии видов C. finmarchicus s. l. (Яшнов, 1957), они могут быть разделены на две группы. Виды одной группы, включающей C. finmarchicus s. str. и C. glacialis, отличаются по строению головы самок и ног V пары у самок и самцов от видов другой группы, состоящей из C. helgolandicus и C. pacificus. Как известно, различные виды Calanoida хорошо характеризуются строением ног V пары. Сравнивая строение этих ног у видов C. finmarchicus s. l., легко прийти к заключению, что наиболее примитивным видом среди них следует считать C. finmarchicus s. str. Самки этого вида обладают прямым рядом продольных зубцов по внутреннему краю базиподитов ног V пары, лишенным резко выраженного изгиба; ноги V пары у самцов отличаются, по сравнению с другими видами, наименьшей степенью асимметрии.

Вполне естественно предположить, что от этого вида произошли и все остальные виды надвида C. finmarchicus s. l. Таким образом, мы приходим, как нам кажется, к существенному заключению о том, что образование видов C. finmarchicus s. l. происходило из центра, расположенного в Северной Атлантике.

Происхождение видов C. finmarchicus s. l. нельзя рассматривать без сопоставления с геологической историей заселенных ими водоемов. В четвертичный период, в эпоху великого оледенения, моря современного Полярного бассейна и умеренных широт северного полушария отличались от ныне существующих, как известно, по своему гидрологическому режиму, а многие — и по размерам.

Мы еще слабо представляем себе палеогидрологию северных морей, однако несомненно, что изменения гидрологического режима этих водоемов оказали сильнейшее влияние на процесс образования видов C. finmarchicus s. l. С этой точки зрения большое значение имеет работа М. Ермолаева (1948) по изучению зависимости между марганцевым режимом северного района Карского моря и пульсациями Нордкапского течения, в которой было определено, что современный гидрологический режим наших северных эпиконтинентальных морей установился около 3—5 тыс. лет тому назад.

Таким образом, мы можем принять, что к этому времени уже окончательно определилось и современное распространение видов C. finmarchicus s. l.

Атлантический C. helgolandicus и тихоокеанский C. pacificus относятся нами к числу амфибореальных видов. Действительно, между обоими видами наблюдается большое сходство по строению, а в систематическом отношении они должны считаться близкими видами, стоящими по своим морфологическим признакам значительно ближе друг к другу, чем к видам другой группы, состоящей из C. finmarchicus s. str. и C. glacialis (Яшнов, 1957). Прерывистое распространение двух близких бореальных видов, одного — в бореальной области Атлантического океана, другого — в бореальной области Тихого океана, может быть понятно только при признании их амфибореальными видами. Следуя мнению Л. С. Берга (1934) о времени образования амфибореальных видов, мы склоняемся к признанию C. helgolandicus и C. pacificus реликтами плиоценового времени.

С наступлением ледниковой эпохи бореальная фауна оттесняется в Атлантический и Тихий океаны; в это время образуется холодноводная фауна, эндемичная для Полярного бассейна. C. glacialis является типичным представителем автохтонной холодноводной фауны Арктики. По морфологическим признакам C. glacialis близок к C. finmarchicus s. str., образуя вместе с ним естественную группу видов, аналогично другой группе, состоящей из C. helgolandicus и C. pacificus. То обстоятельство, что между C. finmarchicus s. str. и C. glacialis наблюдается значительно большее сходство, чем между C. finmarchicus s. str. и видами другой группы, позволяет считать C. glacialis более молодым видом, по сравнению с другими, поэтому время образования C. glacialis с большой вероятностью можно отнести к ледниковой эпохе. В периоды бореальных трансгрессий C. glacialis мог сохраняться в глубоких и холодных слоях воды. С этой точки зрения мы рассматриваем и нахождение изолированной популяции C. glacialis в Белом море, в которое этот вид мог проникнуть только в ледниковую эпоху. Другими словами, C. glacialis Белого моря должен считаться реликтом йольдиевого времени.

Таким образом, мы приходим к следующим заключениям.

В настоящее время надвид C. finmarchicus представлен в морях северного полушария четырьмя близкими видами — C. finmarchicus s. str., C. glacialis, C. helgolandicus и C. pacificus. Виды C. finmarchicus s. l. разделяются на две группы, состоящие из генетически близких видов; к первой группе относятся C. finmarchicus s. str. и C. glacialis, ко второй группе — C. helgolandicus и C. pacificus. Наиболее примитивным видом является C. finmarchicus s. str., распространенный в морях Атлантического океана. В плиоценовое время широкое распространение имели два бореальных вида, от одного из них произошли современные C. finmarchicus s. str. и C. glacialis, от другого — современные C. helgolandicus и C. pacificus. Амфибореальные C. helgolandicus и C. pacificus являются реликтами плиоценового времени. Арктический C. glacialis образовался в ледниковое время.

ЛИТЕРАТУРА

Берг Л. С., 1934. Об амфибореальном (прерывистом) распространении морской фауны в северном полушарии, Изв. Геогр. об-ва, 66, № 1.

Богоров В. Г., 1934. Биомасса планктеров, Бюлл. Всес. ин-та морск. рыбн. хоз-ва и океаногр., 1.

Бродский К. А., 1948. Свободноживущие веслоногие рачки (Copepoda) Японского моря, Изв. Тихоокеанск. ин-та морск. рыбн. хоз-ва и океаногр., 26.

Ермолаев М. М., 1948. Проблема исторической гидрологии морей и океанов, Вопр. геогр., 7.

Яшнов В. А., 1955. Морфология, распространение и систематика Calanus finmarchicus s. l., Зоол. ж., т. XXXIV, вып. 6.— 1957. Сравнительная морфология видов Calanus finmarchicus s. l., Зоол. ж., т. XXXVI, вып. 3.— 1957 a. Тихоокеанские виды Calanus finmarchicus s. l., Изв. Тихоокеанск. ин-та морск. рыбн. хоз-ва и океаногр., 44.
Giesbrecht W., 1892. Systematik und Faunistik der pelagischen Copepoden des Golfes von Neapel, Fauna und Flora Golf. Neapel, 19.
Jespersen P., 1934. Copepoda, Medd. Grønland, 79, No. 10.
Marshall S. M., Orr A. P. and Rees C. B., 1953. Calanus finmarchicus and related forms, Nature, 171, No. 4365.
Mrazek A., 1902. Arktische Copepoden, Fauna arctica, 2.
Rees C. B., 1949. The distribution of Calanus finmarchicus (Gunn.) and its two forms in the North Sea, 1938—39, Hull Bull. Mar. Ecology, 2, No. 14.
Russell F. S., 1928. Observations on the behaviour of Calanus finmarchicus, J. Marine Biol. Assoc., 15.
Sars G. O., 1901. An account of the Crustacea of Norway, 4, p. 1—2.
Störmer L., 1929. Copepods from the «Michael Sars» Expedition. 1924. Rapp. et procés-verbaux réunions, 56.
With C., 1915. Copepoda. I. Amphascandria, Dan. Ingolf-Exped., 3, p. 4.

ORIGIN OF THE SPECIES CALANUS FINMARCHICUS S. L.

W. A. JASCHNOV

Moscow State University

Summary

At the present time the superspecies C. finmarchicus s. l. is represented in the seas of the northern hemisphere by four closely related species — C. finmarchicus s. str., C. glacialis, C. helgolandicus and C. pacificus. In Pliocene two boreal species were widely distributed. From one of these species recent C. finmarchicus s. str. and C. glacialis originated, whereas C. helgolandicus and C. pacificus originated from the other. Amphiboreal C. helgolandicus and C. pacificus are the relics of Pliocene. C. glacialis was formed during glacial period.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1958, том XXXVII, вып. 6

МОРФО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ПРИЧИНЫ СКЛАДЫВАНИЯ КРЫЛЬЕВ У ДРЕВНЕКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ

Ю. М. ЗАЛЕССКИЙ

(Москва)

Известно, что крылатые насекомые (Pterygota) различным образом держат крылья в покое, т. е. в то время, когда не пользуются ими для полета. Это обстоятельство, а также присутствие или отсутствие югального поля на крыле послужили в свое время А. В. Мартынову (1925, 1928) основанием для разделения всех крылатых насекомых на два отдела: древнекрылых — Palaeoptera и новокрылых — Neoptera.

К Palaeoptera, как известно, были отнесены все насекомые, которые в покое держат крылья распластанными в стороны или складывают их друг с другом кверху, располагая обычно вертикально по отношению к положению тела. Югальная область в крыльях этих насекомых отсутствует. Из современных насекомых сюда относятся два отряда — стрекозы (Odonata) и поденки (Ephemeroptera или Plectoptera), большинство же — представители вымерших отрядов.

К Neoptera относятся все остальные крылатые насекомые, в покое складывающие свои крылья на спине крышеобразно или плоско. В основании анальной области крыльев у этих насекомых имеется участок, который при складывании крыльев подгибается под анальную область и образует югальную область (jugum). В некоторых случаях югальная область отсутствует, как например у многих термитов, а также у муравьев и паразитических перепончатокрылых. По А. В. Мартынову, утрата югальной области в этих случаях оказывается вторичным явлением, следствием ее редукции, точно так же как вторичным приспособлением является складывание крыльев в покое по типу Palaeoptera у дневных бабочек (Rhopalocera) или у долгоножек (Tipulidae).

Морфологический материал, который дает нам палеонтология насекомых, делает возможным подойти к разрешению вопроса о том, насколько естественно такое разделение насекомых на два отдела Palaeoptera и Neoptera, не является ли оно искусственным (на что мною указывалось ранее; Залесский, 1939), хотя отчасти и удобным в систематике ныне живущих насекомых.

А. В. Мартынов, установив это деление насекомых на два отдела, принял его в расчет и при построении на основе палеонтологического материала филогенетических схем всего класса в целом. Следствием этого явилось то, что Palaeoptera и Neoptera оказались в представлении А. В. Мартынова группами, сильно разобщенными с самой глубокой древности (Мартынов, 1937, 1938). Полностью исключая возможность происхождения Neoptera от Palaeoptera, А. В. Мартынов производил их от разобщенных еще в девоне гипотетических групп Archipalaeoptera и Archineoptera, возникших от общих с бескрылыми насекомыми предков предпо-

ложительно в силуре. Как будет видно ниже, для такого толкования нет оснований

Складывание крыльев на спине по типу Neoptera могло развиться у разных представителей Palaeoptera и совсем не обязательно одновременно. Причины, вызвавшие образование приспособлений к складыванию крыльев по типу Neoptera, были, как мною уже указывалось (1949, 1953), связаны со средой обитания, с переходом от обитания на открытых пространствах или над водоемами к жизни в густой растительности, в первую очередь травянистой (прямокрылые, привидениевые и др.), или в укрытиях и щелях между растительными остатками (тараканы). Палеонтологическая летопись скупа в отношении фактов, указывающих на происхождение крыльев у насекомых, однако наличие крылообразных выступов (alulae) по бокам переднегруди у древних насекомых, таких, как Palaeodictyoptera, Protoperlaria и Protohymenoptera (см. ниже), служит подтверждением паранотальной теории их происхождения (подробнее см. Залесский, 1943, 1944, 1949, 1953).

Вымерших палеозойских насекомых отряда Protohymenoptera А. В. Мартынов считал типичными Palaeoptera. Тиллиард (R. J. Tillyard) считал отряд Protohymenoptera предшественником отряда перепончатокрылых, но это положение, как будет видно ниже, было подвергнуто критике и опровергнуто. Большинство известных представителей отряда, в особенности в части, принадлежащей к семейству Protohymenidae, среди которых в ископаемом состоянии сохранились особенно полные остатки крыльев и тела, имели крылья, распростертые в стороны, и ни один из остатков не давал оснований предполагать их складывания на спине. Образ жизни Protohymenidae (рис. 1, *1* и *2*, рис. 2 и 10), очевидно, напоминал образ жизни поденок (Ephemeroptera или Plectoptera), хотя строение их крыла с сильно укрепленным передним костальным краем и узким стебельчатым основанием говорит о развитии у них более совершенного полета, что подтверждается и гомономностью в форме не связанных друг с другом передних и задних крыльев, которые во время поступательного полета безусловно взмахивали попеременно. Однако это положение нельзя распространять на всех Protohymenoptera: так например, более мелкие представители семейства Asthenohymenidae (рис. 1, *4*, рис. 5—8), обладавшие более широкими и укороченными (по отношению к телу) крыльями, как это станет ясным из изложенного ниже, складывали крылья на спине и могли ползать в стесненных условиях, ведя более скрытый образ жизни и реже прибегая к полету.

Отряд Protohymenoptera, остатки представителей которого известны пока только из отложений пермского периода, содержит ряд форм с более примитивным жилкованием крыльев, не столь специализированным, в некоторых случаях сходным с жилкованием у представителей близко родственного, в основном каменноугольного, отряда Megasecoptera. Такой род, как Eohymen имеет большое количество поперечных жилок и слабо укрепленный жилками передний край крыла. Такие роды, как Aspidohymen (рис. 1, *3*) и Bardohymen обладают значительно меньшим количеством поперечных жилок и передним краем, укрепленным посредством сближенных вдоль него продольных жилок $C + Sc + R$ [1]. Имеется и очень специализированный, вовсе лишенный поперечных жилок ширококрылый род Biarmohymen. Все эти роды — представители самостоятельных семейств. Наиболее многочисленно в видовом и родовом отношениях семейство Protohymenidae, куда относятся роды Protohymen, Permohymen, Pseudohymen, Pseudohymenopsis (рис. 1, *1* и *2*, рис. 2, 10) и Ivahymen. Их тонкое, стройное тело 13—20 *мм* длиной с двумя длинными хвостовы-

---

[1] Объяснение обозначений отдельных жилок см. под рис. 2, а более подробно — в специальных статьях (Залесский, 1943, 1944).

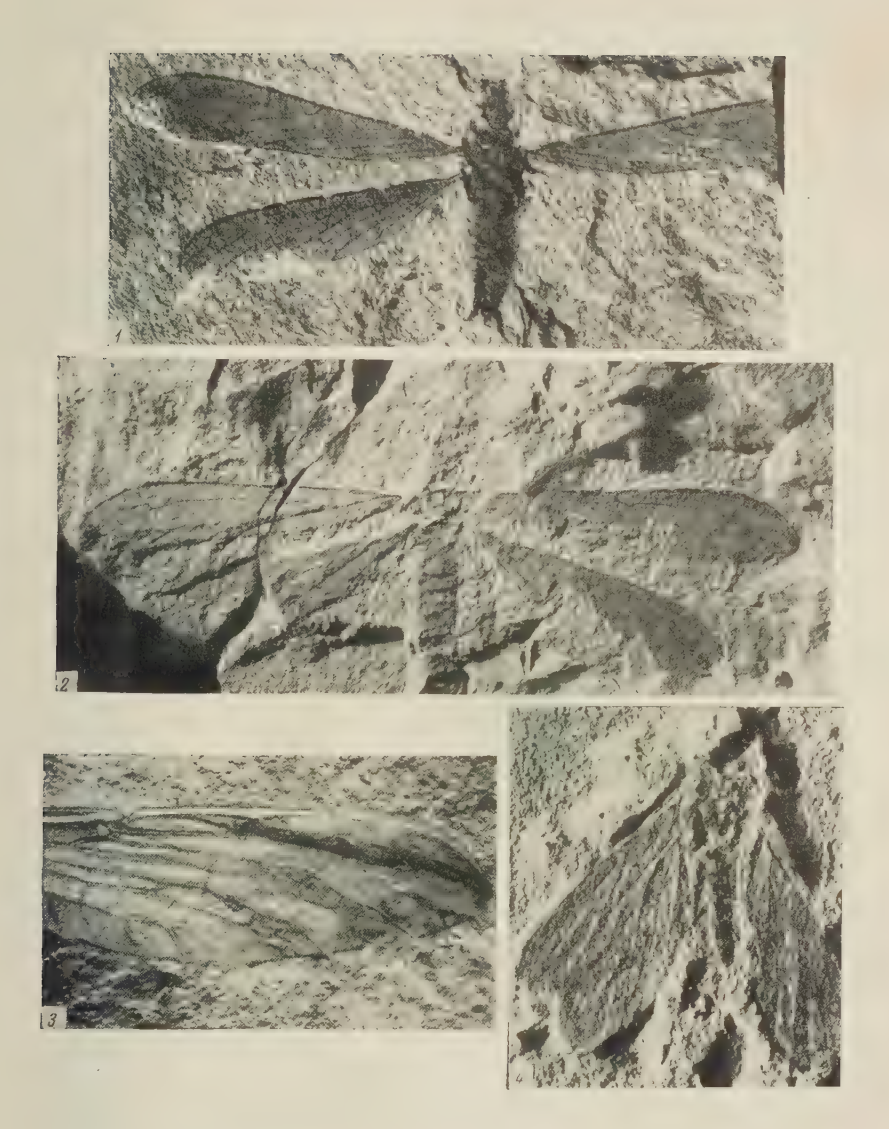


Рис. 1. Ископаемые отпечатки насекомых

1 и *2* — отпечатки целых насекомых Pseudohymenopsis concinna G. Zalessky (семейство Protohymenidae); крылья распростерты в стороны; их жилкование напоминает жилкование Hymenoptera; на рис. *2* хорошо заметно, что задние крылья короче передних и хорошо различимы загнутые на спину боковые выросты брюшка; *3* — отпечаток крыла Aspidohymen chopardi G. Zalessky; количество поперечных жилок больше, чем у Pseudohymenopsis, а жилки *C*, *Sc* и *R* в основании не слиты вместе и сливаются только к вершине крыла; *4* — отпечаток туловища и крыльев Asthenohymen uralicum G. Zalessky, семейство Asthenohymenidae

ми нитями на конце брюшка и короткими антеннами на голове несло крылья с сильно укрепленными передними краями и бедные поперечными жилками (рис. 10). У рода Pseudohymenopsis (Залесский, 1948) на переднегруди сохранились небольшие крыловидные придатки — alulae (рис. 3), а брюшко по бокам каждого сегмента имело фестончатые боко-

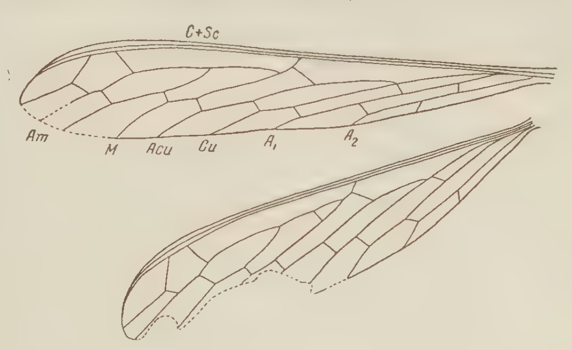


Рис. 2. Левая пара крыльев Pseudohymenopsis concinna G. Zalessky, + семейство Protohymenidae

Буквенные обозначения на этом и последующих рисунках: $C + Sc$ — costa + subcosta. R — radius, Am — antemediana. M — mediana, Acu — antecubitus, Cu — cubitus, A_1, A_2 — анальные жилки

вые выступы, загнутые на спинную сторону брюшка (рис. 4). Семейство Asthenohymenidae представлено довольно большим числом видов рода Asthenohymen. Это более мелкие формы с короткими крыльями и узким

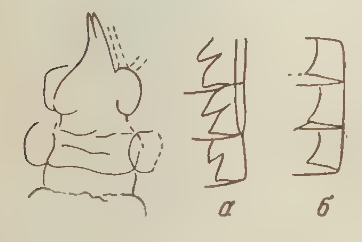


Рис. 3 Рис. 4

Рис. 3. Переднегрудь и голова Pseudohymenopsis concinna G. Zalessky; на переднегруди видны боковые крыловидные выступы (alulae), торчащие по бокам в виде овальных образований

Рис. 4. Схемы отпечатков правых сторон трех сегментов брюшка с его боковыми выступами, загнутыми на спинную сторону

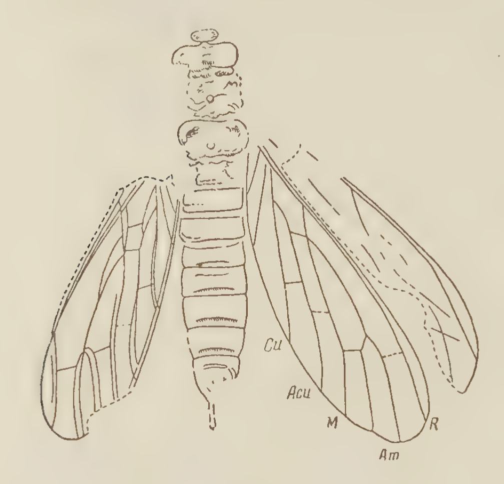
а — у Pseudohymenopsis concinna G. Zalessky, *б* — у Pseudohymenopsis minor G. Zalessky

телом длиной от 7 до 10 *мм*, часто с тонким, почти цилиндрическим брюшком, снабженным у самок яйцекладом, а также с двумя хвостовыми нитями и головой, с довольно длинными многочленистыми антеннами (рис. 9).

Первый остаток Asthenohymen uralicum G. Zalessky (рис. 5), описанный из перми Урала (Залесский, 1939) с крыльями, направленными назад, а не распростертыми в стороны, как у большинства Protohymenoptera, уже подтверждал, что такое положение крыльев, которое впервые было отмечено для вида Asthenohymen dunbari Tillyard [2] из пермских отложений Канзаса, не случайно. Новые находки (рис. 5—8) остатков Asthenohymen uralicum G. Zalessky лишний раз подтверждают неслучайность этого явления и подчеркивают своеобразие рода Asthenohymen в отношении положения крыльев в покое. Кроме того, прежние факты говорили в основном о том, что крылья представителей этого рода отводились назад и складывались на спине. Только один остаток Asthenohymen dunbari (изображенный как Doter minor Sell. в работе Карпентера, 1931, на фиг. 7) сохранился таким образом, что можно было предполагать крышеобразное складывание крыльев. Изображенный здесь остаток Astheno-

[2] Карпентер (F. M. Carpenter, 1931) описал остаток Asthenohymen dunbari Tillyard со сложенными на спине крыльями под названием Doter minor Sell. вследствие неверного отождествления (F. M. Carpenter, 1930) остатка Doter minor Sellards, описанного Селлярдсом в 1907 г., с Asthenohymen dunbari Tillyard. В одной из своих более поздних статей (1932) Карпентер под влиянием указания Тиллиарда признает это недоразумение.

hymen uralicum G. Zalessky (образец № 12, рис. 7) еще более убедительно доказывает, что крылья у представителей этого рода действительно складывались на спине крышеобразно (Залесский, 1948). Этот остаток (рис. 7) представляет отпечаток насекомого, захороненного на боку, т. е. в профиль. Крылья сохранились не полностью (не хватает их вершин), наложенными одно на другое. Совершенно очевидно, что крылья были сложе-



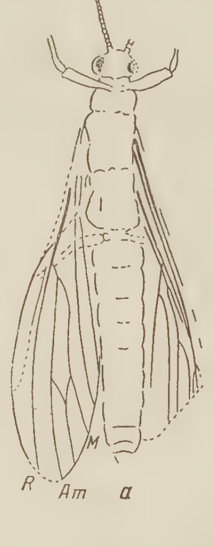




Рис. 5 Рис. 6

Рис. 5. Asthenohymen uralicum G. Zalessky

Длина тела 10 *мм*, длина крыла 8,2 *мм*

Рис. 6. Astenohymen uralicum G. Zalessky

а — отпечаток, *б* — контротпечаток; длина тела 10 *мм;* длина крыла 8,2 *мм;* крылья расположены вдоль спины

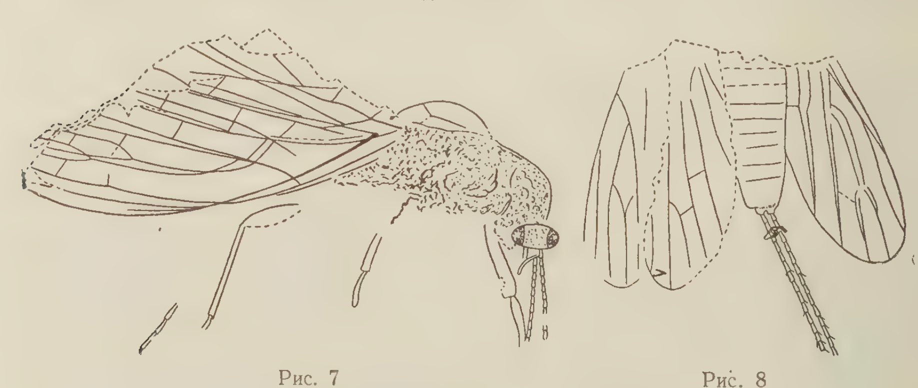


Рис. 7 Рис. 8

Рис. 7. Asthenohymen uralicum G. Zalessky

Отпечаток насекомого, захороненного на боку; остатки крыльев располагаются одно над другим, прикрывая брюшко сбоку

Рис. 8. Asthenohymen uralicum G. Zalessky

Отпечаток брюшка с церками и отпечатки крыльев, ориентированных назад вдоль брюшка

ны крышеобразно, брюшко ими маскируется. На переднем плане хорошо различим отпечаток правой пары крыльев. В задней части отпечатка, где имеется излом породы в виде порога, видны участки отпечатков левой пары крыльев, лежащих глубже в другой плоскости породы и под отпечатком правой пары крыльев. Длина сохранившейся части правого переднего крыла 8 *мм,* полное крыло, видимо, достигало 8,2 *мм* в длину, как

у типа этого вида (Залесский, 1939). Остальные изображенные здесь (рис. 6 и 8) остатки, так же как ранее описанный (Залесский, 1939) тип вида Asthenohymen uralicum G. Zalessky (рис. 5), имеют крылья, хотя и направленные назад, но не покрывающие спинную сторону насекомого и слегка отведенные от продольной оси тела в стороны, т. е. расположенные к этой оси под острым углом. Это объясняется как раз тем, что крышеобразно сложенные на спине крылья при захоронении насекомого не на боку, а дорсовентрально к плоскости отпечатка, сохранились слегка распластанными. Это должно было произойти почти неизбежно, если намываемые сверху водой слои глины, образовавшие впоследствии глинистый сланец, надавливали своей тяжестью на вершину (т. е. на киль) крыши, образованной сложенными над брюшком крыльями.

А. В. Мартынов, однако, объяснял это положение крыльев иначе. В одной из своих работ (1930, стр. 78) он говорит, что хотя среди остатков Asthenohymenidae и есть образцы, у которых одно крыло лежит поверх другого, но то же самое имеет место и у стрекоз подотряда Zygoptera, и этот способ складывания крыльев в покое у Zygoptera ни-

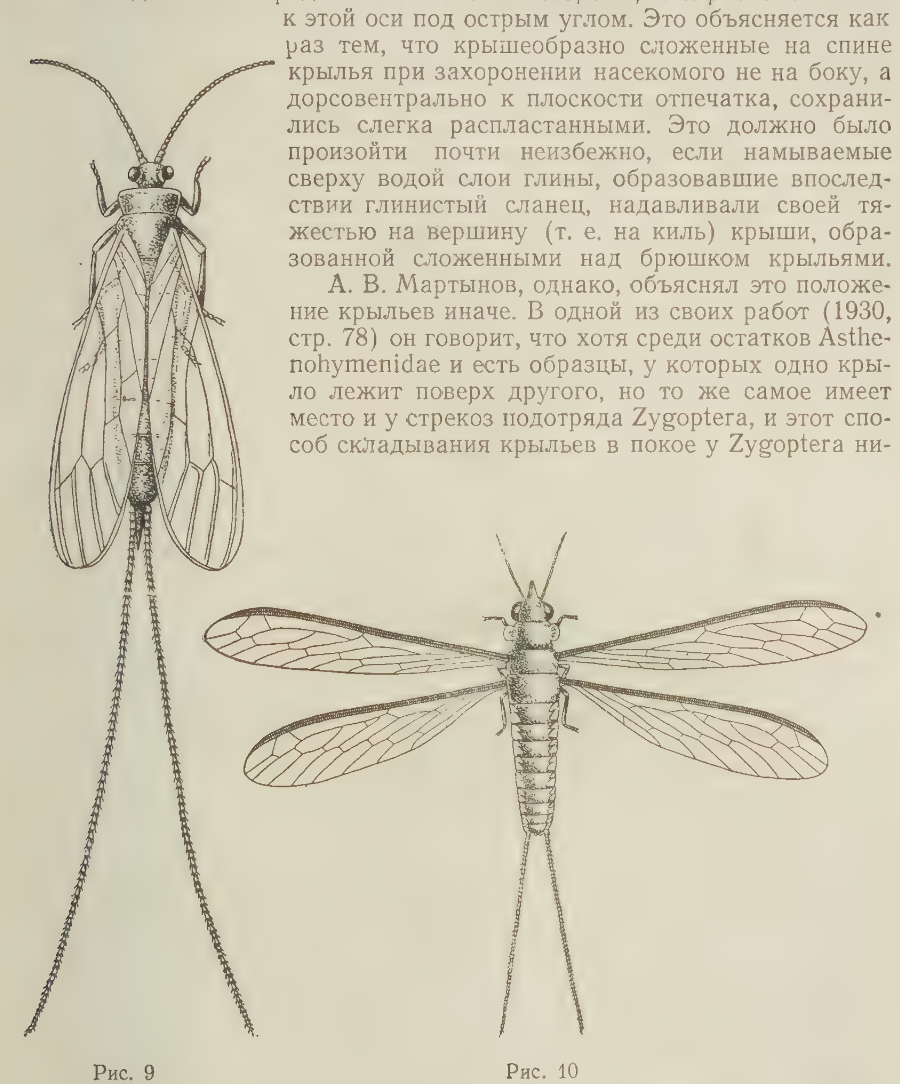


Рис. 9 Рис. 10

Рис. 9. Реконструкция Asthenohymen uralicum G. Zalessky

Рис. 10. Реконструкция Pseudohymenopsis concinna G. Zalessky

коим образом не доказывает, что они примыкают к Hymenoptera или к каким-нибудь другим Holometabola, или даже вообще к Neoptera. Тиллиард (1936, стр. 449) возразил А. В. Мартынову, что крылья Zygoptera складываются точно так же, как у поденок, а в положении покоя задние крылья лежат наружу от передних, вместо того чтобы быть внутри от них, как у поденок. Поэтому, по мнению Тиллиарда, в том случае, когда видно, что образцы Asthenohymen сохранились со сложенными крыльями, гораздо правдоподобнее предположить, что складывание крыльев здесь сходно со складыванием крыльев, присущим большинству других крыла-

тых насекомых, а не с тем способом складывания их, которое встречается в подотряде Zygoptera и больше нигде.

В более поздней работе (1938, стр. 11, в сноске) А. В. Мартынов говорит: «Если даже у Asthenohymenidae и выработалось какое-то отодвигание крыльев назад, то вряд ли то происходило так, как у Neoptera. Заключать, что они сделались Neoptera, мы не имеем права, так же как не можем причислять к Palaeoptera дневных бабочек (Rhopalocera) на том основании, что у них крылья в покое подымаются кверху, как у поденок; это, конечно, вторичное приобретение».

Здесь следует напомнить, что складывание крыльев у насекомых на спине связано с усложнением в области сочленения с туловищем. У форм, не складывающих крылья, держащих их в покое распростертыми по типу Palaeoptera, как известно, два основных аксиллярных склерита образуют сочленение каждого крыла, у складывающих же их по типу Neoptera имеется третий аксиллярный склерит сочленения, допускающий поворот крыла и складывание его вдоль спины [3]. Наличие этого, хотя и видоизмененного третьего склерита у дневных бабочек (Rhopalocera), несмотря на распростертое положение их крыльев в покое, действительно дает возможность считать, что они вторично приобрели эту особенность. Однако у Asthenohymenidae дело обстоит совсем по-другому. Коль скоро у Asthenohymenidae появилось складывание крыльев, они уже обладали третьим аксиллярным склеритом сочленения, без которого оно было бы невозможным, а поэтому, конечно, они уже «сделались Neoptera» (рис. 9), вопреки обратному утверждению А. В. Мартынова. К сожалению, недостаточная сохранность имеющегося в моем распоряжении палеонтологического материала по роду Asthenohymen не дает возможности тщательно изучить строение области сочленения крыла и не позволяет говорить с уверенностью о количестве склеритов. У большинства остатков вообще не сохранились основания крыльев в местах их прикрепления к телу, там же, где они представлены (например у остатка, изображенного на рис. 1, *4*), создается впечатление, что имеются три аксиллярных склерита.

Другим доводом в пользу того, что среди Palaeoptera могут оказаться представители, складывающие крылья по типу Neoptera, и что резкой границы по этому признаку среди насекомых провести нельзя, служат примеры из другого отряда ископаемых насекомых, а именно отряда Megasecoptera, представители которого в массе своей — типичные Palaeoptera. У Карпентера (1940) приведены два случая для этого отряда, когда в семействе Prochoropteridae две формы, относящиеся к разным родам — Prochoroptera calopteryx Handlirsch и Euchoroptera longipennis Carpenter,— имели крылья, складывающиеся в покое на спине поверх брюшка. Карпентер считает ясным, что Asthenohymenidae и Prochoropteridae складывали крылья в покое, как Neoptera, а не как стрекозы Zygoptera. Тем не менее, Карпентеру не кажется достаточным одного этого обстоятельства, чтобы упразднить концепцию Neoptera и Palaeoptera для всех других Pterygota (т. е. исключая отряд Megasecoptera, к которому Карпентер относит в качестве особого подотряда и Protohymenoptera). На взгляд Карпентера, складывание крыльев поверх брюшка у Asthenohymenidae и Prochoropteridae развивалось независимо от настоящих Neoptera.

Как известно, одним из возражений (Мартынов, 1930) против идеи Тиллиарда (1924, 1927, 1936) о филогенетической связи Protohymenoptera и Hymenoptera было то, что Protohymenoptera относится к отделу Palaeoptera (рис. 10), а Hymenoptera являются представителями отдела Neoptera. Кроме того, если принять точку зрения А. В. Мартынова (1937, 1938), отрицающую прямое происхождение Neoptera от Palaeoptera, то какая-либо попытка сравнивать Protohymenoptera и Hymenoptera с целью

[3] Изложение процесса образования аксиллярных склеритов сочленения см. в моей статье о происхождении крыльев и полета у насекомых (1949).

обнаружить их родство, является абсурдной. Тиллиард (1936) так и не отказался от своей идеи, придя к заключению, что отряд Protohymenoptera обнаруживает близость к отрядам Megasecoptera и Hymenoptera.

Вопрос о происхождении Hymenoptera не может считаться в настоящее время окончательно решенным, но, во всяком случае, мнение Тиллиарда о происхождении их от предков, близких к Protohymenoptera, подвергнуто критике и не разделяется другими палеоэнтомологами (Мартынов, 1930; F. M. Carpenter, 1930—1939). Однако в центре внимания здесь стоит вопрос более широкий, а именно — вопрос о принципиальной возможности происхождения Neoptera от Palaeoptera. Новые факты, приведенные здесь, лишний раз говорят за то, что род Asthenohymen в действительности имел крылья, складывающиеся по типу крыльев Neoptera. Этот факт, естественно, стирает резкую грань между Palaeoptera и Neoptera и либо ведет к заключению, сделанному Тиллиардом, о целесообразности упразднения этого деления насекомых на два отдела, либо заставляет внимательнее и осторожнее отнестись к идеям, отрицающим прямое происхождение Neoptera от Palaeoptera. В силу последнего следует более осторожно отнестись и к предположению о филогенетической связи Protohymenoptera с Hymenoptera. Конечно, ни один из известных до сих пор представителей Protohymenoptera не может иметь отношения к Hymenoptera, а тем более не может быть их предком, но отдаленное родство примитивных предков тех и других возможно и могло привести к конвергентному развитию в строении крыльев.

Я не склонен разделять мнение А. В. Мартынова о происхождении ряда отрядов от какой-то гипотетической предковой группы Archisoptera, потому что это предположение совсем не обязательно для объяснения общих черт строения крыльев этих отрядов. Тем более, я не склонен разделять его мнение о раздельном происхождении Palaeoptera и Neoptera от таких же гипотетических Archipalaeoptera и Archineoptera (Мартынов, 1937, стр. 128), так как это сплошные гипотезы, и факты, подтверждающие существование указанных групп, отсутствуют. Если даже не считать, что род Asthenohymen представляет собой случай перехода от Palaeoptera к Neoptera, то, во всяком случае, это пример такого же процесса в пределах Palaeoptera, который в других случаях мог привести к происхождению Neoptera от Palaeoptera. Я не склонен также в настоящее время делать вывод об упразднении деления насекомых на отделы Palaeoptera и Neoptera; хотя в нем и есть искусственность, оно удобно как деление морфологическое и связано, кроме того, с образованием югального поля у Neoptera. Мне кажется вполне возможным допустить происхождение Neoptera от Palaeoptera и думается, что пример рода Asthenohymen, а также семейства Prochoropteridae разбивает убеждение о невозможности такого происхождения. Присутствие югального поля у Neoptera и его отсутствие у Palaeoptera не являются значительными аргументами в пользу отрицания происхождения Neoptera от Palaeoptera, так как процесс образования югального поля еще далеко не ясен и требует детального исследования.

Экологические пути эволюции насекомых и их происхождение от первичных форм, обитающих в почве, установленные М. С. Гиляровым (1948 и 1949), позволяют наметить и тот путь, каким шло приспособление насекомых к тому или иному положению крыльев в покое.

Одни насекомые, развиваясь в древнем палеозое от форм, обитающих в почве, перешли в стадии имаго к воздушному образу жизни, т. е. проводили бо́льшую часть жизни в полете и садились на землю или растения только для отдыха, принятия пищи или же в непогоду, когда вынуждены были прекращать полет. Это были обитатели открытых полупустынных пространств, или же те насекомые, которые жили возле водоемов с большой площадью свободного пространства над ними, в связи с тем, что их личинки перешли от почвенного к водному образу жизни (подобно стре-

козам и поденкам). Эти насекомые могли держать крылья распростертыми в стороны (по типу Palaeoptera), им незачем было складывать крылья вдоль спины. В некоторых случаях они только поднимали крылья вертикально по отношению к туловищу, складывая их плашмя друг с другом, грубо выражаясь, уменьшая «парусность», что предотвращало сбрасывание насекомых порывами ветра с субстрата, на который они садились.

Другие насекомые, хотя и приобрели способность летать, но не утратили тесной связи с почвой, лесной подстилкой (подобно тараканам) или травянистой и древесной растительностью (подобно, например, прямокрылым). Бо́льшую часть жизни они проводили ползая и пробираясь среди почвенных укрытий и растительности. Все увеличивающиеся крылья мешали и являлись препятствием для передвижения в этих средах обитания. При ползании развивающиеся крылья задевали и цеплялись за встречные предметы, вследствие чего отгибались немного назад, а иногда и слегка кверху (насколько позволяла их упругость). Это привело к образованию третьего аксиллярного склерита в утонченном месте прикрепления и сочленения крыла с туловищем (подробнее см. Залесский, 1949) и привело также к развитию в области плевральной мускулатуры специальных мышц, складывающих и загибающих крыло на спину по типу Neoptera. Если насекомые обитали в среде с преобладанием уплощенных, преимущественно горизонтальных щелей (под камнями, в лесной подстилке), то крылья складывались плоско на спине; у форм, обитавших в густой травянистой растительности, т. е. в среде с преобладанием вертикально вытянутых щелей и свободных пространств, выработалось приспособление к складыванию крыльев крышеобразно над спиной, вследствие имевшегося у их предков постоянного отгибания зачатков крыльев назад и кверху.

Хорошо известно, что экологические моменты, условия обитания во многих случаях сильно влияют на морфологию насекомых; тем более влияет образ жизни на полет и строение крыльев насекомых, на способ держать крылья в покое, на выработку приспособлений для их складывания (Залесский, 1954, 1955). Ведь не случайно, кроме упомянутых уже выше примеров наличия среди Neoptera распростертого положения крыльев у бабочек Rhopalocera и двукрылых Tipulidae, имеются и другие, аналогичные: у некоторых мух-жужжал (Bombyliidae Bombylius major L. и др.), у мух семейства Nemestrinidae (у африканского длиннохоботника Migistorrhynchus longirostris крылья в состоянии покоя почти распростерты). Более или менее распластанными держат крылья в покое бабочки-пяденицы (семейство Geometridae) и некоторые из тропических разноусых бабочек (Heterocera). Все эти случаи объясняются образом жизни насекомых, их более тесной связью с воздушной средой, почти постоянным полетом, а иногда — преимуществом иметь крылья всегда в состоянии наиболее полной готовности к полету.

Таким образом, причины развития складывания крыльев у насекомых вызваны, прежде всего, функциональными потребностями, связанными с их экологией. Наиболее древним типом положения крыльев в покое является тип Palaeoptera, возникший в самом начале развития способности к полету у форм, происшедших от бескрылых, обитавших в почве насекомых. Условия их существования в древнем палеозое, когда земная поверхность была покрыта низкорослой, травянистой растительностью типа псилофитовых, а несколько позже древесной, но еще коротколиственной и почти голой, благоприятствовали развитию форм с положением крыльев по типу Palaeoptera. Однако именно у тех форм, которые экологически были связаны с почвой и развивающейся растительностью, и возник способ складывания крыльев по типу Neoptera, более поздний по времени возникновения и завоевывавший преимущество по сравнению с типом Palaeoptera по мере того, как на поверхности суши все меньше стано-

вилось свободных от зарослей растений открытых полупустынных пространств.

Происхождение Neoptera от Palaeoptera нельзя, конечно, понимать как процесс, имевший место только в какой-либо одной группе из числа древних Palaeoptera: он мог возникать в силу изменений условий обитания полифилетически в разных группах, мог развиваться параллельно, но неизбежно приводил к сходному положению крыльев в состоянии покоя на спине по типу Neoptera.

Таким образом, деление насекомых на Palaeoptera и Neoptera, если его сохранить, должно рассматриваться скорее как морфо-функциональное деление, чем как систематическое.

ЛИТЕРАТУРА

Гиляров М. С., 1948. Роль почвы в процессе перехода беспозвоночных от водного образа жизни к наземному и пути происхождения насекомых. Изв. АН СССР, сер. биол., № 3.— 1949. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых, Изд-во АН СССР.

Залесский Ю. М., 1939. Пермские насекомые бассейна реки Сылвы и вопросы эволюции в классе насекомых. III. Новые представители Protohymenoptera, Homoptera, Hemipsocoptera, Psocoptera, Protoperlaria, Isoptera и Protoblattoidea, Пробл. палеонтол., т. V.— 1943. Краткое изложение оснований к изменению терминологии жилкования крыльев насекомых, Зоол. журн., т. XXII, вып. 3.— 1944. A brief statement of reasons for some changes in the terminology of insect wing-venation, Proc. Royal Entomol. Soc. London, series A. General Entomology, vol. 19, parts 4-6.— 1948. Новые Protohymenoptera из пермских отложений Урала, Вопр. теоретич. и прикладн. геол., Сб. 6, Изд. Моск. геол.-развед. ин-та.— 1949. Происхождение крыльев и возникновение полета у насекомых в связи с условиями среды обитания, Усп. совр. биол., т. XXVIII, вып. 3(6).— 1953. Роль ветра в возникновении полета у насекомых, Природа, № 11.— 1954. Полет насекомых в его прошлом и настоящем, Бюлл. МОИП, отд. геол., № 5.— 1955. Современное состояние изучения полета насекомых, Усп. совр. биол., т. XXXIX, № 3.

Мартынов А. В., 1925. Über zwei Grundtypen der Frügel bei den Insekten und ihre Evolution, Zschr. Ökol. Morph. der Tiere, Bd. 4, Hft. 3.— 1928. Общая классификация в определителе насекомых под ред. И. Н. Филипьева, Изд. ГИОА.— 1930 New Permian Insects from Tikhije Gory, Kazan Province. I. Palaeoptera, Travaux du Musée Géologique près l'Acad. des sci. de l'URSS, т. VI.— 1931. New Permian Palaeoptera with the discussion of some problems of their evolution, Travaux de l'Inst. Paléozool. de l'Acad. de Sci. de l'URSS, т. I.— 1937. О крыльях термитов в связи с вопросом филогении этой и соседних групп насекомых, Тр. Ин-та эволюционн. морфол. АН СССР, Сб. в честь акад. Н. В. Насонова.— 1938. Очерки геологической истории и филогении отрядов насекомых (Pterygota), ч. 1. Paleoptera и Neoptera-Polyneoptera, Тр. Палеонтол. ин-та, т. VII, вып. 4.

Carpenter F. M., 1930. The Lower Permian Insects of Kansas. Part 3. The Protohymenoptera, Psyche, 37.— 1931. Idem. Part. 4. The order Hemiptera and additions to the Paleodictyoptera and Protohymenoptera, Amer, J. Sci., 5. series, vol. XXII, No. 128.— 1932. Idem. Part 5. Psocoptera and additions to the Homoptera (with a note in the Protohymenoptera on the page 21), Amer. J. Sci., 5. series, vol. XXIV, No. 133.— 1939. Idem. Part 8. Additional Megasecoptera, Protodonata, Odonata, Homoptera, Psocoptera, Protelytroptera, Plectoptera a. Protoperlaria, Proc. Amer. Acad. of Arts and Sci., vol. 73, No. 3.— 1940. Carboniferous Insects from the Stanton Formation, Kansas, Amer. J. Sci., New Haven, vol. 238, No. 9.

Tillyard R. J., 1924. Kansas Permian Insects. Part 3. The Order Protohymenoptera, Amer. J. Sci. 5. series, vol. VIII.— 1927. The ancestry of the order Hymenoptera, Trans. Entomol. Soc. London.— 1936. Kansas Permian Insects. Part 16. The order Plectoptera (Contd.). The family Doteridae, with a note on affinities of the order Protohymenoptera, Amer. J. Sci. 5. series, vol. XXXII, No. 192.

MORPHO-FUNCTIONAL CAUSES OF WING-FOLDING IN PALAEOPTERA

G. M. Zalessky

Summary

New facts of finding among the fossil Permian Protohymenoptera from the Urals the remains of the genus Asthenohymen (fig. 1, 4, 5—9) with wings folder on the back in the manner of Neoptera, whereas the order as a whole belongs to the division Palaeoptera.

(fig. 1, *1—3* and 2, 10) are presented in the paper. Examples of the family Prochoropteridae (order Megasecoptera) described by Carpenter (1940) are given, two genera of which had folded their wings in Neoptera-type.

Different opinions are referred with respect to the relationship between Protohymenoptera and Hymenoptera (Tillyard, 1924, 1927, 1936; Martynov, 1930; Carpenter, 1930—1939), as well as the opinion of Martynov (1937) on the separated origin of Palaeoptera and Neoptera from the hypothetic Archipalaeoptera and Archineoptera. The author disagrees with the latter opinion, and, basing on the above facts, regards the direct origin of Neoptera from Palaeoptera as a possible one. The presence of jugum in Neoptera and its absence in Palaeoptera can not be regarded as a strong prove of the negation of the origin of Neoptera from Palaeoptera, the process of jugum formation being still not clear.

Ecological aspect, dwelling conditions often strongly affect morphology of insects. The more so the mode of life affects the flight and wing structure of insects, their way to hold wings at rest, the development of the adjustments to their flexing and folding (Zalessky, 1954, 1955).

The development of wing folding in insects is due, in the first line, to the functional requirements connected to their bionomics. The most ancient type of the wing position at rest is the Palaeoptera-type which had originated still at the beginning of the development of the ability to fly in the forms having originated from wingless soil dwelling insects (Ghilarov, 1948, 1949). Their conditions of life in the ancient palaeozoic time, when the surface of the Earth was covered with sparse low herbaceous vegetation of Psilophytales type and later on — with the arboreous but still short-leaved and almost naked one, were favourable to the development of insect forms with the wing position of Palaeoptera-type. However, from the forms ecologically connected with the soil and with the developing vegetation the mode of wing-folding in Neoptera-type originated which was a later one in time of its origination and further on gained an advantage over Palaeoptera-type with the disappearance of free, semi-desert and open spaces on the surface of the Earth.

The origin from Neoptera of Palaeoptera can not be understood as the process which had taken place only in one single group of the ancient Palaeoptera. This process could have risen polyphyletically in different groups due to the change of dwelling conditions, developed parallel and inevitably resulted in the similar position of wings at rest on the back, in the Neoptera-type.

Thus, the division of insects into Palaeoptera and Neoptera, if it is to be maintained, has to be regarded as a morpho-functional one rather than a systematic one.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

1958, том XXXVII, вып. 6

МАТЕРИАЛЫ ПО БИОЭКОЛОГИИ СКОСАРЯ ТУРЕЦКОГО

К. С. РУЗАЕВ

Научно-исследовательский институт виноградарства и виноделия РСФСР (Новочеркасск)

Одним из наиболее опасных насекомых — вредителей виноградной лозы на Черноморском побережье Северного Кавказа является скосарь турецкий (Otiorrhynchus turca Boh.).

В работах Э. Баллиона (1887), С. Мокржецкого (1896), А. Силантьева (1909), А. Краснянского (1929) описана биология этого вида. Основными факторами, оказывающими глубокое влияние на развитие скосаря, являются температура, влажность и физико-механические свойства почвы, в которой проходит преимагинальное развитие скосаря.

Автор ставил своей задачей восполнить некоторые мало освещенные вопросы биологии скосаря турецкого и выяснить влияние температуры, влажности и свойств почвы на развитие этого вредителя.

Скосарь турецкий имеет узкую область распространения. Так, по данным Кондарева (1951), в зарубежных странах он встречается только в Малой Азии и в ряде районов Болгарии. В пределах СССР этот вид распространен на Кавказском побережье Черного моря.

Как вредителя виноградной лозы скосаря турецкого впервые отметил в литературе в 1887 г. Э. Баллион, который считает этот вид обычным для всего Черноморского побережья. А. Силантьев (1904), основываясь на ограниченности распространения скосаря турецкого в пределах только одного бывшего Новороссийского округа, считает, что этот вид скосаря завезен из Малой Азии сравнительно недавно (в 70-х гг.) с посадочным материалом культурного винограда. Сами виноградари впервые заметили скосаря как вредителя винограда в 1881 г., когда он появился в районе Мысхако Новороссийского округа. В 1894 г. жука можно было видеть уже на виноградниках, расположенных в окрестностях г. Новороссийска и в Абрау-Дюрсо. К 1902 г. скосарь распространился до окрестностей г. Анапы (местность Су-Псех). В дальнейшем ареал скосаря постепенно расширялся и к 1934 г., по данным А. Краснянского (1929), вредителем было заражено около 500 *га* виноградников.

В 1938 г. под руководством автора были обследованы виноградники Краснодарского и Орджоникидзевского краев, Ростовской области и Дагестанской АССР. Скосарь турецкий был обнаружен только в Краснодарском крае в Анапском, Новороссийском, Верхне-Баканском, Геленджикском, Шапсугском и Туапсинском районах. Общая площадь виноградников, зараженных скосарем, в 1938 г. определялась в 1000 *га*. Таким образом, в пределах СССР скосарь турецкий распространен только на узкой полосе Кавказского побережья Черного моря.

Необходимо отметить, что при многочисленных экскурсиях в 1933—1938 гг. по лесам и кустарниковым зарослям Черноморского побережья (Сукко, Абрау-Дюрсо, Геленджик, Джугба, Туапсе, Сочи), расположенным вдали от виноградников, мы никогда не находили скосаря турецкого. Однако он часто встречался, особенно в Абрау-Дюрсо, на плодовых деревьях и лесных насаждениях, расположенных около виноградников. В данном случае скосарь, по тем или иным причинам, переходил туда с виноградников.

Весь цикл развития этого вида скосаря проходит на винограднике. Жук и его личинки приспособились к винограду, питаясь его почками, листьями и корнями. Благоприятные для развития скосаря почвенные и климатические условия Черноморского побережья Северного Кавказа

способствуют массовому размножению вредителя, и этим обусловливается большой вред, наносимый ежегодно виноградникам. Перезимовавшие жуки весною повреждают почки винограда, уничтожая будущий урожай.

После распускания почек жуки в продолжение всего вегетационного периода объедают листья винограда. Сильное повреждение листьев болезненно отражается на дальнейшем развитии кустов: они отстают в росте и дают слабые побеги, которые не успевают хорошо вызреть и зимою вымерзают. В результате сильно поврежденные, «заеденные» скосарем кусты и на следующий год не дают урожая.

Личинки скосаря турецкого повреждают корни винограда, при этом тонкие корешки они выедают нацело, а на толстых делают бороздчатые углубления в коре до самой древесины. Часто личинки повреждают и корневой ствол, на котором они выедают отдельные участки коры и луба. Механические повреждения корней усугубляются еще и тем, что на поврежденных местах поселяются сапрофитные грибки, препятствующие заживлению ран и способствующие быстрому отмиранию корней. В результате повреждения корней личинками скосаря урожай снижается, кусты отстают в росте, хиреют и в отдельных случаях погибают.

Вопрос о продолжительности жизни жуков скосаря турецкого мало изучен. А. Силантьев (1905) продолжительность жизни жуков определяет предположительно. А. Краснянский (1929) свои наблюдения проводил исключительно в лабораторных условиях, и по его данным отдельные жуки доживали до 3 лет.

По нашим наблюдениям, отдельные жуки выживали до 2,5 лет и проводили две зимовки. В массе же, как правило, жизнь жуков длится около 1,5 лет, т. е. жуки, вышедшие, например, в июне, перезимовывают и к осени будущего года вымирают. Это подтверждается нашими наблюдениями, проводимыми в лабораторно-полевых условиях над тысячами жуков. Наблюдения над жуками, вышедшими в июне, показывают, что до зимы вымирает от различных причин до 15% жуков, в течение зимы — еще 20% жуков, а остальные вымирают постепенно на протяжении второго лета; к осени остаются только единичные экземпляры, часть которых еще раз перезимовывает.

В природных условиях жуки питаются преимущественно почками и листьями винограда, являясь, таким образом, несомненными ампелофагами, но, наряду с этим, они могут питаться и другими древесными и травянистыми растениями. По нашим наблюдениям, жуки в природных условиях охотно объедают листья черешни, насаждения которых часто встречаются среди виноградников Анапского района. Особенно много жуков бывает на черешне в ранневесенний период, когда виноградные почки еще не распустились.

В лабораторных условиях жуки питаются листьями и почками обыкновенной и золотистой смородины, абрикоса и яблони, конским и огородным щавелем и даже свинороем.

Несмотря на многообразие растений, которыми скосарь может питаться, жуки в природных, да и в лабораторных условиях, явно предпочитают почки и листья виноградной лозы. Они одинаково охотно поедают как европейские, так и американские сорта винограда, однако сортов с густым войлочным опушением листьев (Изабелла, Чауш) избегают.

У перезимовавших жуков весной истощенное жировое тело и совершенно неразвитые яйца в яичниках. После 2—3-недельного питания в 1-х числах мая у отдельных жуков появляются единичные, вполне сформировавшиеся яйца. К концу мая до 80% жуков имеет семь-восемь сформировавшихся яиц, в начале июня все перезимовавшие жуки имеют вполне развитые яйца. Откладка яиц жуками начинается во 2-й декаде июня. Как показали наблюдения за изолированными жуками, период дополнительного питания перезимовавших жуков определяется в среднем в 76 дней.

Для жуков новой генерации (молодых) период дополнительного питания значительно короче и длится в среднем 34 дня.

Температура оказывает решающее влияние на продолжительность жизни, интенсивность питания, размножение и географическое распространение жуков. Данные по влиянию термических факторов на жизнедеятельность жуков скосаря в литературе отсутствуют, поэтому представляет определенный интерес выяснить верхнюю и нижнюю зоны смертельных температур для жуков скосаря и отрицательную температурную зону жизнедеятельности их.

Для разрешения этих вопросов были поставлены следующие опыты. Жуки, отродившиеся в июне, помещались в камеры политермостата. Относительная влажность воздуха в камерах поддерживалась в пределах 80—85%. Наблюдения проводились на протяжении 3 месяцев.

Оказалось, что при температуре 32—33° жуки начали гибнуть на второй день и через 7 суток погибли все, не отложив ни одного яйца. При 24—25° гибель началась через месяц, к концу опыта погибло 90% жуков. Откладка яиц происходила в продолжение всего опыта, в общем было отложено 216 яиц. При 18—19° гибель началась также через месяц, к концу опыта погибло 35% жуков. При этой температуре было отложено наибольшее количество яиц — 422 шт. В камере с температурой 7—8° жуки не откладывали яиц и очень слабо питались. Смертность жуков при этой температуре была наименьшая — всего 10%.

Выяснение нижнего предела смертельной температуры для жуков скосаря нами проводилось в криоскопической установке с применением соответствующих криогидратов. Для опыта брались жуки, отродившиеся в июне. Опыты проведены в начале октября, когда жуки подготавливались к зимовке в естественных условиях. Взятые для опытов жуки предварительно выдерживались в течение 12 час. при температуре 2°, затем переносились в криоскоп, а после опыта снова выдерживались в течение 12 час. при температуре 2°; после этого их помещали в камеры политермостата с температурой 18°. Опыты проводились при температурах —4, —7 и —10°, при экспозициях — 10,35 и 60 мин. Окончательный учет результатов проводился через 2 суток после опыта. В результате оказалось, что при —4° при всех экспозициях жуки остались живыми; при —7° с экспозицией в 10 мин. ни один жук не погиб, с экспозицией в 35 мин. погибло 10, а в 60 мин. — 25% жуков; при —10° уже с экспозицией 10 мин. погибло 40%, а с экспозицией 35 и 60 мин.— все жуки.

Проведенные опыты, таким образом, показывают, что температуры выше 33—35° и ниже —10° для жуков скосаря являются смертельными. Зона теплового угнетения начинается с 24°. Оптимальные температурные условия для жизнедеятельности жуков находятся в пределах 15—23°. Ниже 15° начинается холодовое угнетение, а при температуре 7° жуки почти не питаются и не откладывают яйца.

В литературе совершенно не освещен вопрос о влиянии температуры и влажности воздуха на яйцекладку жуков. Мы провели опыты в политермостате при различных температурах и постоянной относительной влажности воздуха в 80—85%. Для опытов брались жуки, отродившиеся в июне. Наблюдения за ними проводились в течение 30 суток.

В результате наблюдений установлено, что при температуре 32° жуки не откладывают яйца и быстро погибают. При 24° они отложили 648, при 18°— 1266 и при 12°— 417 яиц. При 7° жуки почти не питались и яиц не отложили. С повышением температуры до 8—9° скосари начинают откладку яиц, а при понижении до 7°— вновь прекращают.

Исходя из приведенных данных, можно сделать вывод, что яйцекладка жуков проходит в пределах температур от 8—9° до 26—28°. Зона оптимальных температурных условий для откладки яиц находится между 16—20°. Указанные температурные условия в летний период обычно наблюдаются ночью, поэтому, надо полагать, наиболее интенсивная откладка яиц

происходит ночью, хотя в лабораторных условиях скосари откладывают яйца и днем.

Изучение влияния питающего растения на яйцевую продукцию скосаря проводилось нами в лабораторных условиях. С этой целью мы кормили группы жуков, по 50 экз. в каждой, на протяжении 50 дней различными растениями. В результате выяснилось, что питающее растение в большой мере влияет на яйцевую продукцию жуков (табл. 1). Так, наибольшее количество яиц они откладывают при питании листьями винограда и наименьшее — при питании конским щавелем; при питании свинороем жуки совсем не откладывают яйца.

Таблица 1

Кормовое растение	Число погибших к концу опыта жуков в %	Число яиц, отложенных 1 жуком
Виноградные листья	12	260
Листья золотистой смородины	14	183
Листья черешни	16	162
Листья абрикоса	12	108
Листья яблони	14	92
Конский щавель	16	62
Свинорой	62	0

Влияние влажности на эмбриональное развитие скосаря нами изучалось в гигростате. Для опытов брались яйца, отложенные в один и тот же день разными жуками. Опыты проводились в условиях различной относительной влажности воздуха при постоянной оптимальной температуре 18—19°.

Результаты опыта показывают, что при относительной влажности воздуха ниже 80% развитие эмбриона не происходит. При влажности в 85% только незначительное количество яиц дает личинки, а остальные засыхают. При влажности 95% выплод личинок достигает 58%. Лучше всего эмбриональное развитие протекает при контактной влажности. Следовательно, эмбриональное развитие нормально может проходить в весьма узком диапазоне влажности (95—100%).

Весьма большое влияние на эмбриональное развитие оказывает и температура. По нашим данным, полученным в условиях политермостата, при относительной влажности воздуха 90—100% оказалось, что при 7° яйца остаются живыми в продолжение 80 и более дней, однако развитие эмбриона не происходит. При повышении температуры до 11—12° из этих яиц через 8—10 суток начинают дружно отрождаться личинки. При 32°, даже при оптимальной влажности, все яйца погибают. При 11° эмбриональное развитие длится 42,7, при 18°— 15,7 и при 24°— 10,2 дня. Следовательно, верхний температурный предел для эмбрионального развития скосаря лежит между 28—30°, холодовой порог развития, полученный экспериментальным путем, находится у 7°, что почти совпадает с холодовым порогом, теоретически вычисленным по формуле Блунка. Оптимальная температура находится между 18—20°. Термальная константа для эмбрионального развития, вычисленная по Блунку, равна 171—180°.

Очевидно, необходимые условия влажности для эмбрионального развития скосаря могут иметь место только в почве или под растительными остатками, где относительная влажность воздуха в 90—100% всегда обеспечена. Поэтому яйца, отложенные на поверхность почвы, в летний период в подавляющем большинстве обречены на гибель по причине как недостаточной влажности, так и высокой температуры. В почву же могут откладывать яйца только отдельные жуки, которым удастся проникнуть туда через трещины или щели около штамба кустов или опорных кольев. При этом жуки могут отложить только небольшую часть яиц, так как для непрерывного развития яиц в яичниках жуки нуждаются в систематическом питании. Часть яиц, отложенных на поверхность почвы, может попасть в более глубокие слои почвы при культивации виноградников. В общем же из громадного количества откладываемых жуками яиц лишь весьма незначительная часть попадает в благоприятные условия, при которых может нормально протекать эмбриональное развитие.

Все развитие личинки проходит в почве, следовательно, воздействующие факторы определяются почвой: ее физическими свойствами, химическим составом, влажностью, скважностью, аэрацией и т. д. В почве создается чрезвычайно сложный комплекс факторов, поэтому выделить из него отдельные факторы в естественных условиях весьма трудно, а зачастую и невозможно. В силу этого влияние температуры на развитие личинок скосаря нами изучалось, в основном, в лабораторных условиях. В полевых условиях проводился лишь учет распределения личинок по глубинам почвы в зависимости от температуры.

Для опытов брались однодневные личинки, которых содержали в стеклянных стаканах, набитых землей, взятой с виноградника. Опыт в политермостате проводился при температурах 7, 12, 18, 24 и 32°, при постоянной влажности почвы 70—80% (от полной влагоемкости ее). Влажность поддерживалась путем смачивания почвы через каждые 2—3 дня. Проведенные опыты показывают, что при 32° личинки неизменно погибают через 10—15 дней. При 7° личинки остаются живыми, но не развиваются: спустя 4 месяца после начала опыта они находились в первом возрасте. При 24° продолжительность развития — 76, при 18—115 и при 12°— 245 дней.

Из приведенных данных можно сделать вывод, что температура выше 32° для личинок первого возраста является смертельной. Наиболее быстро происходит развитие личинок при 24°, однако при этой температуре наблюдается массовая гибель их и до взрослой стадии развивается только 3,7% подопытных личинок. При 18° развитие несколько замедляется, но и при этой температуре до взрослой стадии развивается лишь незначительная часть личинок (10,8%). Наибольшее количество (34%) личинок развивается до жука при 12°.

Очевидно, температура выше 20° уже угнетающе действует на личинок. Оптимальные температурные условия для развития личинок, надо полагать, находятся в пределах 12—20°. Холодовой порог развития личинки, вычисленный по Блунку, равен 6,7°, что почти совпадает с данными, полученными экспериментальным путем (7°). Термальная константа, вычисленная для личинки и куколки, вместе взятых, равна 1300—1315 градусодням.

Для установления распределения личинок скосаря в почве в зависимости от температуры и влажности были проведены учеты личинок непосредственно на виноградниках. Учет личинок проводился ежемесячно на протяжении 7 месяцев (апрель — октябрь) на 24 пробных площадках размером 0,5 *м*². Земля с пробной площадки выбиралась на глубину до 40 *см* послойно, по 10 *см* в каждом слое.

Данные проведенных учетов показывают (см. рисунок), что в апреле и мае основная масса личинок была сосредоточена на глубине до 10 *см*, где средняя месячная температура не превышала 20°. В июне, с повышением температуры почвы до 24—25°, личинки начинают уходить в более глубокие слои почвы. В июле и августе, когда средняя месячная температура почвы на глубине 10—20 *см* достигает 26—27°, подавляющее большинство личинок уходит на глубину 30—40 *см* и в более глубокие слои почвы, где температура не превышает 24°. В верхних же слоях почвы остаются только единичные личинки, обычно взрослые, достигшие последнего возраста.

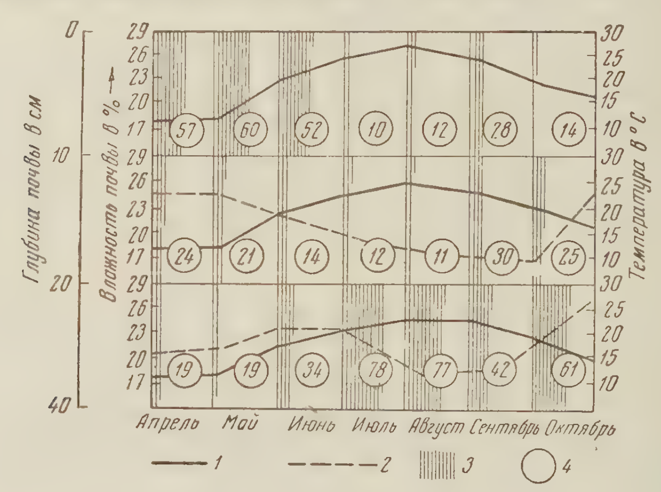
В сентябре и октябре вновь наблюдается частичный переход личинок в верхние слои почвы, но большинство их остается на глубине 30—40 *см*. Как видно, вертикальное распределение личинок скосаря турецкого в почве, в основном, обусловливается температурой, наибольшее количество личинок сосредоточивается в зоне оптимальных температур. Влажность почвы, по-видимому, заметного влияния на вертикальное движение личинок не оказывает.

Опыты по выяснению влияния влажности на развитие личинок скосаря проводились в политермостате при влажности почвы 10, 15, 20, 25 и

30% (к весу абсолютно сухой почвы) и при постоянной температуре 18—19°. Для опытов брались личинки однодневного возраста, которые размещались в стеклянные стаканы, набитые землей.

Полученные данные показывают, что при влажности почвы от 10 до 25% личинки скосаря нормально развиваются, при влажности 30%, равной полной влагоемкости почвы, личинки гибнут.

Губительное влияние на личинок скосаря высокой влажности нами наблюдалось на виноградниках Анапского района, где на участке пло-



Распределение личинок скосаря в почве в зависимости от температуры

1 — температура, *2* — влажность, *3* — личинки, *4* — число личинок в %

щадью 8 *га*, весьма сильно зараженном скосарем, в конце марта высоко поднялись грунтовые воды, и почва на винограднике была на протяжении 3 недель перенасыщена влагой. В результате все личинки скосаря погибли, и участок совершенно очистился от вредителя.

Приведенные данные говорят о том, что личинки скосаря могут развиваться в весьма широком диапазоне влажности — от 34% полной влагоемкости почвы до 80% и выше. Это говорит о большой приспособляемости личинок к различному режиму влажности и допускает развитие скосаря турецкого в зонах различного увлажнения.

В процессе роста личинки скосаря несколько раз линяют. Перед каждой линькой они делают из земли колыбельку с тонкими непрочными стенками. Такую же колыбельку, но с более прочными стенками, личинки устраивают себе и перед окукливанием; колыбелька в почве располагается вертикально, и личинка в ней окукливается головой кверху. Продолжительность стадии куколки 18—20 дней.

При проводимых нами многочисленных раскопках почвы куколки на протяжении всего лета встречались на глубине 5—10 *см* и в редких случаях — на глубине 30 *см*. Очевидно, для развития куколки скосаря требуется более высокая температура, чем для развития личинки. Этим объясняется то обстоятельство, что взрослые личинки, как правило, располагаются ближе к поверхности почвы.

Окукливание в условиях лаборатории происходит в любое время года. В условиях же поля первые единичные куколки встречаются в первых числах апреля, а массовое окукливание происходит в мае.

По литературным данным (Силантьев, 1909; Краснянский, 1929) и наблюдениям виноградарей, выход жуков скосаря новой генерации (молодых) происходит на протяжении всего летнего периода. Это подтверждается и нашими наблюдениями. Динамика выхода молодых жуков была

прослежена нами на виноградниках; для этой цели были сделаны специальные деревянные ящики без дна, которые мы вкапывали в землю на зараженных скосарем участках. Путем систематической проверки ящиков учитывалось количество жуков, вышедших за период с мая по октябрь. Данные учетов показывают, что наибольшее количество жуков выходит в июне и в июле, в дальнейшем выход их снижается и в октябре совершенно прекращается. Волна наиболее многочисленного выхода молодых жуков скосаря, как правило, отмечается в июне и в первых числах июля.

Откладка яиц у скосаря турецкого происходит с июня по октябрь. В соответствии с этим и выход жуков отмечается в продолжение всего лета. Таким образом, наблюдаются генерации, наслаивающиеся одна на другую; поэтому в природных условиях трудно установить продолжительность развития скосаря.

Изучением продолжительности развития скосаря турецкого занимался А. Краснянский (1929), проводивший наблюдения в комнатных условиях. По его данным, продолжительность развития от яйца до имаго составляет 9 месяцев. Однако свои опыты Краснянский проводил без учета температуры; такая продолжительность развития скосаря в естественных условиях верна только для личинок, вышедших из яиц, отложенных в августе—октябре.

По нашим данным, продолжительность развития генерации скосаря зависит от температуры; при 24° длится всего 76 дней. Почва летом имеет эту температуру. Следовательно, личинки, отродившиеся в июне, успевают развиться этим же летом и в августе-сентябре превратиться в жуков.

Вычисленная нами термальная константа для личинки и куколки, вместе взятых, определяется в 1300—1315°, а для эмбрионального развития 173°. Следовательно, на все развитие скосаря от яйца до имаго потребуется 1473 градусодня.

Если для условий Анапского района взять за год сумму эффективных температур в почве, вычисленную по данным В. Теревинского (1938), то на глубине 20 *см* она составит 2977, а на глубине 40 *см* 2805°. Исходя из данных, можно допустить для июньской популяции развитие двух генераций скосаря в год. В действительности же в природных условиях этого не бывает. Так, из яиц, отложенных в июне, первая генерация жуков может появиться в конце августа, а в конце октября жуки начнут откладку яиц. Из этих яиц жуки второй генерации могут появиться только в конце июля будущего года, а не в мае. Расхождение в продолжительности развития скосаря в естественных условиях, по сравнению с продолжительностью, вычисленной теоретически, объясняется тем обстоятельством, что для развития куколок, очевидно, требуется более высокая температура, чем для развития личинок. Такое предположение косвенно подтверждается данными А. Краснянского (1929), который на протяжении многих лет наблюдений в природных условиях не находил куколок с ноября и до мая. Наши наблюдения подтверждают это: при раскопках почвы с ноября до апреля мы куколок не находили, хотя взрослых личинок в колыбельках было много. За период 6-летних наблюдений самое раннее нахождение куколок отмечено 6 апреля на глубине 6—8 *см*. Массовое же окукление происходит в мае, когда средняя температура почвы на глубине 10—30 *см* достигает 17—20°. Очевидно, по температурным условиям личинки не могут окукливаться с октября до конца апреля.

Исходя из суммы эффективных температур, необходимых для развития скосаря, и продолжительности развития его в естественных условиях, нами составлен фенологический календарь для отдельных популяций скосаря (табл. 2), из которого видно, что для яиц, отложенных в июне перезимовавшими жуками, продолжительность развития равна 100—120 дням и жуки из них начинают появляться в конце августа. Из яиц, отложенных в июле, часть развившихся личинок может дать жуков в октябре, большая же часть личинок, не успевших окуклиться в сентябре, уходит на зимовку

Таблица 2

Продолжительность развития генерации O. turca в зависимости от времени отрождения

1937 г.							1938 г.								Продолжительность развития в днях
VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	I	II	III	VI	V	VI	VII	VIII	
				....———	———	———	———	———	———	———	———	———	○○○	+++	300—330
			....——	———	———	———	———	———	———	———	———	○○○	+++		300—330
		....———	———	———	———	———	———	———	———	——○	○○+	+++			300—330
	....———	———	——○○	++											100—120
					———	———	———	———	———	——○	○○+	++			300—330
....—	———	—○○+	++++												100—120

Условные обозначения: .... яйца, ——— личинки, ○○○ куколки, +++ жуки.

и в жуков превращается не раньше конца мая — начала июня будущего года. Таким образом, у части индивидуумов от июльской популяции яиц развитие будет длиться 100—110 дней, а у остальных — 300—330 дней. Из августовской популяции яиц жуки появятся в конце мая — начале июня будущего года. Следовательно, продолжительность развития — 300—330 дней. Из яиц, отложенных в сентябре, жуки появятся также в июне и в данном случае продолжительность развития будет равна 300—330 дням. Октябрьская популяция яиц дает жуков в конце июля будущего года, при этом продолжительность развития будет также 300—330 дней.

Как видно, взрослые личинки июльской и августовской популяций попадают в неблагоприятные температурные условия, в силу чего продолжительность развития скосаря этих популяций увеличивается. Куколки сентябрьской популяции попадают в более благоприятные температурные условия, поэтому продолжительность развития несколько сокращается, и значительная часть жуков появляется уже в июне будущего года. Этим в основном и объясняется массовое появление молодых жуков скосаря в июне.

Необходимо отметить, что продолжительность развития отдельных индивидуумов скосаря подвержена весьма большим колебаниям. В наших опытах часто бывали случаи, когда личинки, отродившиеся в один день из яиц, отложенных одним жуком, и воспитывавшиеся в одном садке при совершенно одинаковых условиях, в жуков превращались в разное время, причем иногда эта разница достигала 30—50 дней.

Все развитие личинок скосаря проходит в земле, поэтому влияние почвенных условий и, в частности, физико-механических свойств почвы на развитие личинок несомненно. А. Силантьев (1909) отмечает, что скосарь турецкий придерживается почв каменистых или, во всяком случае, рыхлых. Тяжелоглинистые почвы совершенно непригодны для успешного развития насекомого. По данным А. Липецкой (1927), излюбленной почвой для скосаря является рыхлая, глубоко вспаханная земля. Обильное же распространение жука на каменистых плантажах объясняется их постоянной рыхлостью.

Определение почв, излюбленных скосарем, приведенное указанными авторами, не совсем точно. Почвенные условия Анапского и Новороссийского районов чрезвычайно разнообразны и достаточно изучены рядом исследователей (Акимцев, 1930; Дюжев, 1940). Пользуясь данными этих исследований и сопоставляя их с распространением скосаря, мы приходим в выводу, что скосарь турецкий с успехом развивается в условиях многих почвенных разностей и, в частности, на перегнойно-карбонатных почвах, западнопредкавказских глинистых и суглинистых черноземах, глинистых и суглинистых черноземах типа западнопредкавказских, глинистых и суглинистых бурых лесных почвах. Указанные типы почв преобладают в Анапском и Новороссийском районах.

Как показывают наблюдения, наиболее густо заселяются скосарем виноградники, расположенные на перегнойно-карбонатных черноземах, формирующихся на известняках и отличающихся высокой скважностью. При поднятии плантажа на таких почвах каменистый щебень выворачивается на поверхность, а верхний горизонт почвы перемещается на глубину 50—60 *см*. В результате этого создаются благоприятные условия для аэрации почвы на большую глубину и обеспечивается постоянная рыхлость их на всю глубину плантажа. На таких почвах жуки скосаря имеют больше возможностей откладывать яйца в глубокие слои почвы, проникая туда через многочисленные щели и пустоты. Яйца же, требующие высокой влажности для своего развития, попадают в благоприятные условия и дают высокий процент выплода личинок. Кроме того, в рыхлых почвах создаются условия влажности и температуры, благоприятные для развития личинок, а главное — для выхода отродившихся жуков. Однако, как мы видим, скосарь с успехом развивается и на других почвенных разностях, в частности, на бурых лесных почвах, где скелетность мало выражена и совершенно отсутствует каменистая щебенка.

Характерной для всех перечисленных почвенных типов является высокая скважность, чем, очевидно, и обусловливаются благоприятные условия для развития скосаря. Необходимо отметить, что на слитых черноземах, отличающихся большой плотностью сложения, малой скважностью, слабой аэрацией и водопроводностью, скосарь не встречается. Не может развиваться скосарь и на песчаных почвах.

Опытами А. Краснянского (1929) и автора установлено, что личинки скосаря при воспитании их в песчаной почве неизменно погибают, не достигнув второго возраста. Основная причина гибели заключается в том, что из песчаных частиц личинки не в состоянии сделать колыбельку, которая изготавливается ими перед каждой линькой.

По данным А. Силантьева (1909), а также по наблюдениям виноградарей, отсутствие перекопки почвы на виноградниках в течение 2—3 лет резко сказывается на численности молодых жуков. По нашим наблюдениям, на заброшенных виноградниках численность жуков резко падает, и через 3—4 года скосарь совершенно исчезает. По данным А. Липецкой (1927), такое явление в особенно резкой форме наблюдалось на Черноморском побережье Кавказа в период гражданской войны, когда за виноградниками не было достаточного ухода. В период Отечественной войны и немецкой оккупации подавляющее большинство виноградников в Анапском районе на протяжении 3 лет совсем не обрабатывалось, остальные же обрабатывались очень плохо. В результате численность скосаря резко сократилась, на многих колхозных и совхозных виноградниках, ранее сильно зараженных, вредитель совершенно исчез, а на остальных в 1945—1947 гг. жуки встречались только в единичных случаях. В то же время на приусадебных виноградниках, где проводилась регулярная обработка почвы и во время оккупации, скосарь встречался в большом количестве.

С улучшением регулярной обработки почвы на виноградниках и увеличением рыхлости ее за последние 3 года скосарь снова размножился

в значительном количестве на виноградниках ряда хозяйств Анапского района.

Как видно, одним из основных факторов, влияющих на колебания численности скосаря турецкого, является постоянная рыхлость обрабатываемого слоя почвы. Уплотнение верхнего слоя почвы затрудняет откладку яиц в глубь земли и создает непреодолимое препятствие для выхода молодых жуков из земли.

Естественной стацией скосаря турецкого являлись, очевидно, леса и кустарниковые заросли. Попав на виноградники, скосарь нашел более благоприятные условия для своего развития по сравнению с естественной природной стацией. В дальнейшем, в процессе длительного исторического развития, скосарь приспособился к новой вторичной стации культурного ландшафта и приобрел новую биоэкологическую характеристику, связанную с регулярной обработкой почвы на виноградниках, и вместе с этим утратил способность развиваться на «диких» неокультуренных почвах. Поэтому вне культуры винограда скосарь турецкий как постоянный обитатель не встречается, хотя растений, которыми могут питаться жуки и личинки, в лесах и кустарниковых зарослях достаточно.

Поскольку развитие скосаря больше зависит от физико-механических свойств почвы, чем от возделываемой культуры, возможно допустить развитие его и в плодовом саду или ягодниках (смородина), где обеспечено регулярное рыхление верхнего горизонта почвы.

Хорошая аэрация почвы, необходимая для нормального развития скосаря, является также необходимым условием и для успешного развития культурных растений. Следовательно, агротехнические мероприятия, проводимые на виноградниках, обеспечивают нормальное развитие скосаря. Очевидно, почвенные условия допускают возможность развития скосаря в весьма широких пределах, охватывающих многие районы промышленного виноградарства СССР.

Виноград как теплолюбивая культура для нормального развития нуждается в сравнительно большом количестве тепла (до 3000°) в период вегетации, причем развитие этой культуры зависит не только от температуры воздуха, но и от температуры почвы. Следовательно, сумма эффективных температур (1300—1315°), необходимая для развития личинок скосаря, вполне обеспечивается тепловым режимом почв, занятых виноградными насаждениями. Однако достаточная общая сумма температур далеко не всегда обеспечивает развитие насекомого. Большое значение имеют в биоэкологии вида максимальные и минимальные температуры, которые в весьма большой мере могут ограничивать географическое распространение вида.

В районах, где абсолютный минимум температуры на поверхности почвы ниже —10°, большая часть зимующих жуков вымерзает, чем и ограничивается в известной мере массовое размножение вредителя. В районах же, где температура почвы на глубине 10 *см* опускается до — 10°, все зимующие жуки вымерзают; следовательно, в таких местах массовое размножение скосаря исключается, хотя поддержание жизни вида на тот или иной промежуток времени обеспечено зимующими личинками. Указанное положение подтверждается данными А. Асеева (1914), который в 1914 г. на Дону наблюдал значительное количество скосаря, нанесшего большие повреждения в одном винограднике в станице Кумшацкой; однако в последующие годы вредитель исчез и, насколько нам известно, в Ростовской области больше не появлялся.

В районах, где температура почвы на глубине 50 *см* опускаетя до —4— —5°, жуки и личинки скосаря погибают. При таких температурных условиях развитие скосаря невозможно.

Располагая лишь ограниченными данными о температуре почвы, мы можем только ориентировочно указать районы и области промышленного виноградарства, где возможно развитие и массовое размножение скосаря.

Так, массовое размножение скосаря может иметь место на всем Черноморском побережье Кавказа, в западной части Грузии, в отдельных районах Армянской ССР, в приморских районах Дагестанской АССР, в Азербайджане, в южных районах Краснодарского края и на южном побережье Крыма. В общем, массовое размножение вредителя возможно лишь в неукрывной зоне виноградарства СССР. Ограниченное размножение скосаря возможно в южных районах Ростовской области, Ставропольском крае, Молдавской ССР и южных районах Украинской ССР.

ЛИТЕРАТУРА

Акимцев В., 1930. Почвы Анапского района.

Асеев А., 1914. Отчет о деятельности Донского областного Комитета виноградарства и виноделия.

Баллион Э., 1877. Вред, причиняемый лозе винограда слоником, Тр. Кавказск об-ва сельск. хоз-ва, № 11-12.

Дюжев П., 1940. Почвы Новороссийского района и возможность их освоения под культуру винограда, Изд. н.-иссл. ин-та виноградарства и виноделия РСФСР.

Каминский А., Рубинштейн Е., 1932. Климатический справочник по СССР, вып. 1.

Краснянский А., 1929. Виноградный слоник — скосарь турецкий и меры борьбы с ним, Тр. Анапск. опытн. станции, вып. 6.

Липецкая А., 1927. Поражение виноградников Анапского района турецким скосарем, Вестн. виноделия Украины.

Мокржецкий С., 1886. Ушастый слоник или скосарь, Вестн. виноделия.

Неделчев, Кондарев и др., 1951. Лозарство, ч. II, Земиздат, София.

Рузаев К., 1935. Опасный вредитель винограда — скосарь турецкий и меры борьбы с ним, Изд. Анапск. опытн. станции.

Силантьев А., 1904. Турецкий виноградный долгоносик, Вестн. виноделия, № 5, 6, 7.— 1905. Новые данные по биологии турецкого и крымского скосарей, по наблюдениям 1904 г., Вестн. виноделия, № 3.— 1909. Турецкий скосарь или виноградный жук в Новороссийском округе и борьба с ним.

Теревинский В., 1938. Климат Ростовской области и Краснодарского края, Ростиздат.

MATERIALS ON BIOECOLOGY OF OTIORRHYNCHUS TURCA BOH.

K. S. RUZAYEV

Research Institute of Viticulture and Wine-Making of the RSFSR (Novocherkassk)

Summary

The work was aimed to elucidate the effect of principal ecological factors (temperature, humidity, soil) upon the life cycle of Otiorrhynchus turca Boh.

Temperatures above 33° and below —10° are lethal to the above beetles. Zone of temperature depression begins from 24° whereas temperature conditions optimal for the beetle activity lie within the range 15—23°. Below 15° cold depression begins, at 7° bettles almost don't feed and don't oviposit. Their oviposition may take place within the temperature range from 8—9° to 26—28°. Temperature conditions optimal for oviposition lie within the range 16—20°.

The upper temperature limit of embryonic development at the relative humidity 90—100 p. c. lies between 28—30°, cold developmental threshold lies at 7°. Optimal temperature lies within the range 18—20°. Temperature constant of embryonic development computed by Blunk's method attains 171—180°. Relative humidity of air being less than 80 p. c., embryonic development does not take place. It proceeds best at contact humidity. Cold threshold of larval development makes 7°, whereas optimal temperature conditions lie within the range 12—20°. Thermal constant computed for the larva and pupa together attains 1300—1315 degree-days. The whole life cycle of the beetle described, from the egg to the adult, needs 1473 degree-days.

The facts found out show O. turca to be highly thermophylous (1473—1488°). Thermal optimum is, however, not high, and wide enough (15—20°). Temperature limits of prae-imaginal development are also wide (7—30°). Humidity range within which normal larval development may proceed is very wide. This shows O. turca to possess relatively wide range of adaptability to different conditions of humidity and temperature.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1958, том XXXVII, вып. 6

ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ МУРАВЬЕВ ПРИ БОРЬБЕ С СУСЛИКАМИ С ПОМОЩЬЮ ЗЕРНОВЫХ ПРИМАНОК

М. А. ТИМОФЕЕВ

Ростовский научно-исследовательский институт Министерства здравоохранения СССР

ВВЕДЕНИЕ

В арсенале средств борьбы с полевыми грызунами зерновые приманки с фосфидом цинка занимают одно из первых мест. Их применяют для истребления песчанок, сусликов и мелких мышевидных грызунов.

Было установлено, что разбросанное отравленное зерно растаскивается муравьями и это снижает качество приманочных обработок против грызунов. Данные о собирании муравьями овсяной приманки зарегистрированы на территориях следующих областей: Западно-Казахстанской (Демяшев, Мамонтов, Траут, Черноног, 1955), Астраханской (Калабухов, Бочарников, Коннова, Климченко, Лисицын, Миронов, Бородина, Мокроусов, М. А. Тимофеев, Ладыгина, Михайлов, Мовчан, Савельева, Ю. Ф. Тимофеев, Эпштейн, 1953), Гурьевской (Попов и Найден, 1951) и Сталинградской (Кузякин, Резинко, Макаров, 1955).

В статье излагаются материалы исследований о значении отдельных видов муравьев в растаскивании овсяной приманки с фосфидом цинка и о возможных мерах ограничения этого явления.

Во время опытов, проводившихся в период производственных обработок против сусликов в 1952—1955 гг., мы пользовались консультациями Н. П. Миронова, Л. В. Арнольди и Г. Д. Пашкова.

МЕСТО И МЕТОДИКА РАБОТЫ

Деятельность муравьев по растаскиванию зерновой приманки изучалась на территории Черных Земель и Присарпинской низменности, представляющих собой две различные по ландшафтно-экологическим условиям подзоны Северо-Западного Прикаспия. Черные Земли являются типичной полупустыней, а Присарпинская низменность, расположенная на север от них, представляет переходный ландшафт, сочетая в себе особенности степи и полупустыни.

Ландшафтно-экологические особенности Черных Земель и Присарпинской низменности обусловливают большие различия в видовом составе обитающих на этих территориях муравьев и в количестве муравейников.

Изучение муравьев мы проводили, наблюдая за их деятельностью на поверхности, а также путем раскопки и учета муравейников. Для учета закладывались площадки размером 100 × 100 *м*, на которых мы отмечали обнаруженные муравейники и определяли видовой состав их обитателей.

Для определения степени растаскивания муравьями приманки велись наблюдения за разложенными зернами овса у нор и на курганчиках сусликов, а также у муравейников (с учетом видового состава их обитателей). В каждом варианте опыта наблюдения проводились в 15—30 точках с двух-трехкратной повторностью.

Применяемая приманка содержала 10 и 20% фосфида цинка, приклеивателями служили подсолнечное или веретенное масла, а также автол № 10 или мучной клейстер с 7% сахара. В качестве средства, отпугивающего муравьев, к приманке с подсолнечным маслом примешивался 5%-ный дуст ДДТ в количестве 3% к весу зерна. Степень по-

едания приманки сусликами учитывалась путем наблюдения за разложенными по счету у нор и на курганчиках сусликов зернами овса. Приманки раскладывались, по возможности, у жилых нор, которые мы обнаруживали путем выслеживания зверьков при их выходе и входе. Вертикальные норы мы с той же целью покрывали стеклянными пластинками (6 × 9 *см*), наклонные норы прикапывали и впоследствии проверяли.

ВИДОВОЙ СОСТАВ МУРАВЬЕВ И НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ ИХ ЭКОЛОГИИ

На территории Северо-Западного Прикаспия обитают многие виды муравьев (Formicidae), но собирают и портят овсяную приманку с фосфидом цинка, по нашим данным, зерноядные муравьи-жнецы (Messor rufitarsis F., M. minor André и M. clivorum Ruzs.) и хищные — степные бегунки (Cataglyphis cursor aenescens Nyl.). Эти виды муравьев, по М. Рузскому (1905), В. В. Попову (1948) и др., являются типичными пустынно-степными обитателями и живут всегда многолетними колониями (общинами).

Жнецы и степные бегунки экологически значительно отличаются друг от друга и по-разному относятся к зерновой приманке с фосфидом цинка. Биология видов зерноядных муравьев несколько различается, но их пищевые отношения, в основном, сходны. Пища указанных видов состоит, главным образом, из зерен различных диких и культурных злаков, а также семян многих мелких плодов (Рузский, 1905; Кузнецов-Угамский, 1927; Арнольди, 1948; Попов, 1948); поэтому мы объединили их в группу зерноядных муравьев.

В Северо-Западном Прикаспии в течение мая нами было зарегистрировано 18 видов диких растений, семенами которых питались муравьи рода Messor: бурачок пустынный (Allyssum minimum), гулявник Лёзелиев (Sisymbrium Loeselii), дескурения Софьи (Descurainia Sophia), кресс пронзеннолистный (Lepidium perfoliatum), кресс крупновидный (Lepidium draba), костер растопыренный (Bromus squarrosus), костер кровельный (Bromus tectorum), кумарчик (Agriophyllum arenarium), кияк — песчаный овес (Elymus giganteus), пырей простертый (Agropyrum prostratum), мятлик луковичный (Poa bulbosa), мятлик репяшок (Ceratocephalus falcatus), пырей-житняк (Agropyrum cristatum), пырей ветвистый (Agropyrum ramosum), пырей ползучий (Agropyrum repens), пырей пустынный (Agropyrum desertorum), пырей восточный (Agropyrum orientale) и типчак (Festuca sulacata).

Этот список, несомненно, может быть пополнен за счет растений, семена которых созревают в более ранние или более поздние сроки, чем те, в которые мы вели наблюдения.

Наиболее интенсивно муравьи собирают зерна овса в первые 2—3 дня после разброса приманки, причем выбирают только хорошие. Порченые и уже проросшие (с хорошо заметным ростком) зерна овса рабочие особи не берут, и в муравейниках такие зерна не обнаруживались.

Наибольшее количество муравейников было зарегистрировано на уплотненных почвах с разнотравно-злаковой растительностью. На задернованных песчаных почвах их было гораздо меньше. В блюдцеобразных понижениях рельефа, где периодически накапливаются осадки, муравейники обычно не встречались.

Исследованные нами муравейники жнецов имели на поверхности почвы от одного до 69 небольших по диаметру входных отверстий, вокруг которых располагались кольцеобразные валики или просто холмики из мелких, примерно одинаковых по объему, комочков земли, вынесенной рабочими особями при расчистке ходов и камер гнезда. На валиках и холмиках земли или у их оснований, как правило, можно было обнаружить шелуху съеденных муравьями семян.

Входные отверстия, идущие в глубину гнезда порой более, чем на 1 *м*, имеют густую разветвленную сеть ходов, сообщающихся с многочислен-

ными камерами. Эти камеры можно разделить на зимовочные и выводковые. Первые расположены в более глубоких, не промерзающих слоях почвы, вторые строятся муравьями обычно весной в верхних слоях почвы, на глубине 2—5 *см* и более и служат убежищем для взрослых особей и выводков молодых, а также местом размещения запасов корма. При раскопках муравейников на участках, обработанных приманкой, нам приходилось находить в выводковых камерах зерна овса, отравленные фосфидом цинка. Количество зерен в каждом разрытом муравейнике колебалось чаще всего от 5—6 до 120—130 и несколько реже — от 450 до 800 шт.

В крупных муравейниках с несколькими входными отверстиями, большим количеством выбросов земли и растительной шелухи возле них, мы насчитывали иногда до 2000 рабочих особей жнеца, чаще — 550—830 шт., редко — меньше.

А. П. Кузякин, Д. С. Резинько и Н. И. Макаров (1955) ошибочно, по нашему мнению, утверждают, что у муравейников жнеца в гнездо ведет обычно одно отверстие и что в каждом гнезде живет 1—4 тысячи и более муравьев.

Жнецы на поверхности земли активны только при оптимальной температуре — от 13 до 27°. В Северо-Западном Прикаспии такие температурные условия бывают обычно в первой половине апреля — только в теплый период дня, во второй половине апреля и в первой половине мая — значительную часть дня, во второй половине мая и в последующие летние месяцы — в утреннее и вечернее время суток. В остальное время муравьи мало активны и находятся в своих подземных галереях. На поверхности земли жнецы обитают примерно 6—7 мес. (апрель—октябрь). В апреле, сентябре и октябре их активность по сбору семян сильно ограничена в связи с понижением дневной температуры.

Степной бегунок, в отличие от жнеца, очень подвижен и, являясь типичным хищником, питается, главным образом, различными насекомыми. Для устройства гнезд степные бегунки, так же как и жнецы, выбирают открытые места с уплотненным грунтом. Нередко муравейники бегунка встречаются и под кустами растений. Камеры в гнезде располагаются на различной глубине и сообщаются между собой многочисленными ходами, идущими в глубину на 1,2, чаще — на 1 *м*. Камеры бегунка также делятся на зимовочные и выводковые.

Муравейники степного бегунка имеют обычно по одному небольшому входному отверстию и очень редко — по два. Выброшенная из гнезда земля образует холмик или небольшой кольцеобразный валик. Растительная шелуха на холмиках или валиках у муравейников бегунка отсутствует. Новые муравейники бегунка с молодыми обитателями начинают появляться в конце мая — начале июня. Как правило, они имеют по одному входному отверстию и мало выбросов земли, в связи с чем их трудно обнаружить при учете.

Количество рабочих особей в муравейнике бегунка не превышает 250—450, обычно же их значительно меньше.

Степной бегунок — теплолюбивое насекомое и появляется на поверхности земли несколько позже, чем жнецы. Активен только днем при температуре воздуха не ниже 17—18°.

При наступлении сильной жары среди дня деятельность бегунков по добыче корма приостанавливается, в это время они отсиживаются в гнезде.

Растаскивание зерновой приманки рабочими особями бегунка связано исключительно с наличием в ней растительного масла и сахара. Зародыш и эндосперм зерна овса бегунки не трогают и после снятия с зерен пленки масла или мучного клейстера с сахаром выбрасывают их из гнезда на поверхность.

Выброшенные зерна охотно подбираются жнецами или поедаются сусликами и другими грызунами.

ЧИСЛЕННОСТЬ МУРАВЕЙНИКОВ И СТЕПЕНЬ РАСТАСКИВАНИЯ МУРАВЬЯМИ ПРИМАНКИ

Муравейники жнеца и степного бегунка имеют мозаичное распределение. Количество их на единицу площади по отдельным ландшафтно-экологическим районам сильно варьирует.

В табл. 1 представлены данные по учету муравейников, полученные на Черных Землях и в Присарпинской низменности в 1952 и 1953 гг. Учетные площадки размером в 1 *га* закладывались в биотопах, наиболее типичных для сусликов.

Таблица 1

Количество муравейников (на 1 га), обнаруженных в разных биотопах в 1952 и 1953 гг.

Дата учета	Число муравейников			Дата учета	Число муравейников		
	степного бегунка	жнецов	всего		степного бегунка	жнецов	всего
1. Черные Земли				2. Присарпинская низменность			
22.IV	123	102	225	21.V	278	78	356
24.IV	57	145	202	24.V	214	59	273
15.V	112	193	305	25.V	238	42	280
16.V	143	216	359	26.V	188	31	219
29.V	80	109	189	5.VI	142	45	187
Итого	103	153	256	Итого	212	51	263

В 1954 г. численность муравейников обоих видов как на Черных Землях, так и в Присарпинской низменности, была приблизительно на уровне 1953 г.

В 1955 г., по сравнению с 1954 г., количество муравейников степного бегунка в Северо-Западном Прикаспии снизилось в семь-восемь раз и составляло в среднем на 1 *га* 14, максимально — 33. В 1954 г. в среднем на 1 *га* было 119 муравейников, максимально — 236.

Количество муравейников жнеца на Черных Землях в 1955 г., по сравнению с 1954 г., понизилось всего лишь в 1,5 или два раза. В Присарпинской низменности количество муравейников жнеца в 1955 г. снизилось несколько меньше, чем на Черных Землях, а местами доходило до уровня 1954 г.

Количество особей жнеца и степного бегунка в муравейниках в 1955 г. также было заметно меньше, чем в предыдущие годы.

Уменьшение численности муравейников и их обитателей в 1955 г. следует, по-видимому, объяснить резкими переменами погодных условий в весенний период. С января по апрель несколько раз устанавливалась необычная для Северо-Западного Прикаспия теплая погода, которая сменялась похолоданиями, доходящими до —16°, сопровождавшимися снегопадами и метелями. По-видимому, это вызвало массовую гибель муравьев и прежде всего степного бегунка, который хуже переносит холод.

Появление муравьев на поверхности земли связано с наступлением устойчивой теплой погоды. Сроки выхода муравьев в 1952—1955 гг. указаны в табл. 2.

Частичный выход муравьев отмечался с 21 по 25 февраля, когда температура воздуха достигала 13,5—17,4°.

В 1952 г. активная деятельность муравьев по сбору зерновой приманки у нор и по курганчикам сусликов была отмечена в конце первой декады мая.

Во второй половине мая и в июне растаскивание муравьями приманки составило от 32 до 92,7%.

Таблица 2

Выход муравьев на поверхность земли весной в 1952—1955 гг.

Годы	Виды муравьев	Черные Земли			Присарпинская низменность		
		Дата появления	Макс. т-ра		Дата появления	Макс. т-ра	
			воздуха	поверхности почвы		воздуха	поверхности почвы
1952	Жнецы	—	—	—	16.IV	16,3	23,4
	Степной бегунок	—	—	—	23.IV	17,1	30,5
1953	Жнецы	2.IV	14,9	26,5	2.IV	13,6	24,0
	Степной бегунок	8.IV	16,8	30,6	11.IV	18,5	33,1
1954	Жнецы	6.IV	12,0	22,1	7.IV	13.1	21,0
	Степной бегунок	10.IV	15.8	28,2	9.IV	17,3	30,8
1955	Жнецы	22.III	17,1	23,9	22.III	16,4	27,3
	Степной бегунок	28.III	20,2	31,4	27.III	17,7	25,1

В 1953 г. заметное растаскивание зерновой приманки началось с 20 апреля. Степень растаскивания приманки с подсолнечным маслом в апреле и мае показана в табл. 3.

Таблица 3

Растаскивание муравьями приманок у нор сусликов на Черных Землях в 1953 г.

Дата наблюдения	Тип приманки	Колич. наблюдений	Число унесенных зерен в %	Макс. т-ра	
				воздуха	поверхности почвы
6—10.IV	Свежеприготовленная	25	2,4	15,2	27,6
7—11.IV	»	25	8,0	18,6	26,8
20—22.IV	Просушенная	25	18,8	19,4	32,1
27—29.IV	»	30	22,0	20,7	30,2
14—16.V	Свежеприготовленная	30	97,3	26,9	47,4
15—16.V	»	100	74,0	27,4	50,5
27—28.V	Просушенная	100	56,0	19,6	34,8

В 1954 г. растаскивание муравьями приманки на Черных Землях началось во второй половине апреля. В Присарпинской низменности оно было зарегистрировано в начале мая. Наиболее интенсивный сбор начался с 8 и 15 мая (до 60%).

Для определения степени растаскивания муравьями зерновой приманки 20 мая были проведены наблюдения на опытных участках, на которых производился разброс приманки вне зависимости от наличия нор и курганчиков сусликов. Для этой цели мы заложили три площадки, на которых произвели учет муравейников по видам их обитателей. Результаты наблюдений приведены в табл. 4.

В 1955 г. сбор муравьями овсяной приманки начался в первых числах мая и в течение всего периода обработок не был интенсивным. Это объясняется сравнительно небольшим количеством муравьев в данном году, а также наличием в период их активной деятельности достаточного количества насекомых и созревших семян-эфемеров, которым муравьи отдавали предпочтение.

Вообще следует отметить, что степень растаскивания муравьями зерновой приманки на большой территории в разные периоды не является одинаковой и не всегда обусловливается активностью муравьев и количеством муравейников, приходящихся на единицу площади. Она обычно зависит от видового и возрастного состава рабочих особей (старые или молодые), населяющих муравейники, погодных условий, наличия корма (се-

мян, цветов, насекомых) и т. д. Поэтому на отдельных участках и в отдельные периоды техническая эффективность применения зерновых приманок против грызунов может быть различной. В табл. 5 приводятся данные по эффективности борьбы против сусликов при помощи отравленных фосфидом цинка приманок, полученные в периоды активной и неактивной деятельности муравьев по сбору приманки.

Степные бегунки наиболее интенсивно растаскивают зерна свежеприготовленной приманки с растительным маслом. Просушенную приманку с растительным маслом бегунки собирают в незначительном количестве или совсем не трогают. Жнецы как свежеприготовленную, так и просушенную приманку с растительным маслом растаскивают примерно в равной степени.

А. П. Кузякин, Д. С. Резинко и Н. И. Макаров (1955) неверно указывают, что жнецы обычно не трогают зерна овса со свежим слоем приклеивателя (маслом). Ошибочное представление А. П. Кузякина достаточно убедительно опровергается нашими наблюдениями (табл. 6 и 7). Приведенные в табл. 6 данные являются не совсем точными, так как при наблюдении не представлялось возможным учесть унос отдельных зерен приманки одиночными рабочими особями других видов муравьев.

Таблица 4

Степень растаскивания муравьями приманки 20 мая 1954 г.

Показатели	№ площадки 1	2	3*
Размер площадки в $м^2$	2800	1400	1400
Количество муравейников на площадках:			
степного бегунка	32	17	34
жнецов	18	12	21
Растащено муравьями приманки в %:			
через 2 часа после раскладки	58,0	46,0	63,0
через сутки после раскладки	84,0	75,0	68,0

* На площадке № 3 муравьи растащили 68% приманки в течение 12 час. после ее раскладки.

Таблица 5

Влияние активности муравьев по сбору зерновой приманки на эффективность химических мер борьбы против сусликов

Активность сбора зерновой приманки	Дата работ	№ клетки	Обработана площадь в *га*	Расход приманок в *г* на 1 *га*	% смертности сусликов
Разброс приманки у нор и по курганчикам сусликов					
Неактивный	4—5.V 1952	3	1 777	740	81,0
Активный	18—19.VI 1952	14	2 072	584	50,0
»	25—28.VI 1952	19	2 579	660	56,0
Неактивный	12.IV—5.V 1954	1	10 000	220	86,7
»	12.IV—4.V 1954	2	10 200	256	83,6
Активный	6—12.V 1954	7	4 650	287	79,6
»	15—16.V 1954	8	1 000	310	63,3
Разброс приманки по площади (вне зависимости от наличия нор и курганчиков сусликов)					
Активный	19.V 1954	1	250	573	36,7
»	20.V 1954	2	250	1041	62,5
Неактивный	10.IV 1955	1	800	500	89,5
»	11.IV 1955	3	800	1000	86,8
»	12.IV 1955	4	800	1000	90,0

Таблица 6

Степень растаскивания муравьями зерновой приманки с подсолнечным маслом, разложенной у муравейников

Дата наблюдений	Число наблюдений		Число площадок, посещенных муравьями	Унесено муравьями зерен		Число площадок, с которых унесено все зерно
	степного бегунка	жнеца		абс.	%	
1. Присарпинская низменность, свежеприготовленная приманка (1952 г.)						
16.V	15	0	15	137	91,3	9
15—16.VI	30	0	29	465	77,5	17
24—26.VI	30	0	30	597	99,5	28
Там же, просушенная приманка (1952 г.)						
19—21.VI	30	0	21	158	26,3	5
28—30.VI	30	0	26	271	45,2	8
2. Черные Земли, свежеприготовленная приманка (1953 г.)						
16.V	0	15	15	147	98,0	14
17—18.V	2	28	27	483	80,5	26
Там же, просушенная приманка (1953 г.)						
23—25.V	1	14	13	113	75,3	10
23—25.V	1	14	14	114	76,0	11

ОТНОШЕНИЕ МУРАВЬЕВ И СУСЛИКОВ К РАЗЛИЧНЫМ ПРИКЛЕИВАТЕЛЯМ ФОСФИДНОЙ ПРИМАНКИ

В целях выявления отношения степных бегунков и жнецов, а также сусликов, к минеральным маслам и к препарату ДДТ мы провели ряд опытов в районах Черных Земель и Присарпинской низменности, где приманка раскладывалась у муравейников, у нор и на курганчиках сусликов (табл. 7 и 8).

Таблица 7

Степень растаскивания муравьями фосфидной приманки с различными приклеивателями, разложенной у муравейников

Приклеиватели	Дата наблюдений	Число наблюдений		Унесено муравьями зерен		Число площадок, с которых унесено все зерно
		степного бегунка	жнеца	абс.	%	
1. Черные Земли (1953 г.)						
Подсолнечное масло	16.V	0	15	147	98,0	14
» »	16.V	15	0	137	91,3	8
Веретенное масло	16.V	0	15	109	72,7	10
» »	16.V	15	0	11	7,3	0
2. Присарпинская низменность (1952 г.)						
Подсолнечное масло	15—26.VI	60	0	1062	88,5	45
Веретенное масло	15—26.VI	59	1	167	13,9	1
Веретенное масло с 3%-ным ДДТ	15—26.VI	57	3	550	45,8	8
Клейстер с 7 % сахара	17.VI	30	0	566	94,3	28

Анализ приведенных в табл. 7 и 8 данных показывает, что степные бегунки растаскивают приманку с подсолнечным маслом и клейстером с 7% сахара в значительных количествах (от 88,5 до 94,3%), а приманку

Таблица 8

Степень растаскивания муравьями и поедания сусликами фосфидной приманки с различными приклеивателями

Приклеиватели	Дата наблюдений	Число наблюдений	Унесено муравьями зерен		Поедено сусликами зерен	
			абс.	%	абс.	%
Приманка разложена у нор						
Подсолнечное масло	14—16.V	30	292	97,3	Было исключено	
Веретенное масло	14—16.V	30	194	64,7		
Подсолнечное масло	15—26.VI	60	982	81,6	194	16,2
Веретенное масло	15—26.VI	60	69	5,8	1008	84,0
Подсолнечное масло с 3%-ным ДДТ	15—26.VI	60	331	27,6	764	63,7
Клейстер с 7% сахара	16—17.VI	30	496	82,7	12	2,0
Приманка разложена на курганчиках						
Подсолнечное масло	15—26.VI	60	510	42,5	598	49,8
Веретенное масло	15—26.VI	60	89	7,4	945	78,7
Подсолнечное масло с 3%-ным ДДТ	24—30.VI	60	153	12,8	911	75,9
Клейстер с 7% сахара	17—26.VI	60	984	82,0	193	16,1
Клейстер без сахара	28—30.VI	30	111	22,5	298	24,8

с веретенным маслом в незначительных (от 7,3 до 13,9%). Зерноядные муравьи уносят приманку с подсолнечным маслом и клейстером с 7% сахара, а также с веретенным маслом почти в равной степени. Это следует объяснить тем, что жнецов в приманке привлекает в большей мере зерно, а не приклеиватель.

Степень поедания сусликами фосфидной приманки с подсолнечным или веретенным маслами, по нашим наблюдениям, примерно одинакова и находится в прямой зависимости от количества и качества предложенной зверькам приманки. Лучше всего сусликами поедается свежеприготовленная приманка в первые дни ее раскладки у нор или по курганчикам зверьков. Для практических целей наиболее выгодно применять приманку с веретенным маслом, так как она растаскивается муравьями в сравнительно небольшом количестве. Грызуны (малый суслик, полуденная песчанка, общественная полевка и домовая мышь) не реагируют на присутствие в корме посторонних запахов, в частности запаха веретенных масел, что было отмечено нами еще в 1947 и 1949 гг. (Тимофеев, 1947, 1953).

ВЫВОДЫ

В Северо-Западном Прикаспии при истреблении сусликов приманочным методом отравленное зерно собирают и портят жнецы и степные бегунки.

Приманку с веретенным маслом степные бегунки практически не растаскивают, а степень поедания такой приманки сусликами не ниже, чем приманки с подсолнечным маслом.

Активная деятельность муравьев по растаскиванию зерновой приманки связана с наступлением устойчивой теплой погоды, которая устанавливается в Северо-Западном Прикаспии чаще всего с начала мая, но в отдельные годы — с половины апреля. С этого времени муравьи приносят наиболее ощутимый вред обработкам и могут сильно снизить эффективность борьбы с сусликами.

В период истребления грызунов приманочным методом необходимо вести широкие наблюдения за деятельностью муравьев по сбору приманки и в случае необходимости производить повторные обработки.

ЛИТЕРАТУРА

Арнольди К. В., 1948. Муравьи Талыша и Диабарской котловины, Тр. Зоол. ин-та, т. VIII, вып. 3.

Демяшев М. П., Мамонтов И. М., Траут И. И., Черноног Н. Ф., 1955. Итоги работ по усовершенствованию метода борьбы с малыми сусликами в условиях Западного Казахстана, Грызуны и борьба с ними, вып. IV, Саратов.

Калабухов Н. И., Бочарников О. Н., Коннова А. М., Климченко И. З., Лисицын А. А., Миронов Н. П., Бородина О. А., Мокроусов Н. Я., Тимофеев М. А., Ладыгина Н. М., Михайлов В. М., Мовчан О. Т., Савельева И. А., Тимофеев Ю. Ф., Эпштейн В. М., 1943. Итоги производственного применения овса с фосфидом цинка (Zn_3P_2) в борьбе с малым сусликом (Citellus pygmaeus Pall.) в условиях Черных Земель, Сб. научн. работ Приволжск. противоэпид. ст., вып. 1, Астрахань.

Кузнецов-Угамский Н. Н., 1927. О «брачном полете» у муравьев, Русск. зоол. ж., т. VII, вып. 2.

Кузякин А. П., Резинко Д. С., Макаров Н. И., 1955. Приманочный метод борьбы с малым сусликом и другими грызунами, вредителями в сельском хозяйстве, Грызуны и борьба с ними, вып. IV, Саратов.

Попов В. В., 1948. Перепончатокрылые. Животный мир СССР, т. II, Изд-во АН СССР.

Попов А. В. и Найден П. Е., 1951. Изучение борьбы с малым сусликом приманками, отравленными фосфидом цинка, Тр. Ин-та «Микроб», вып. 1.

Рузский М., 1905. Муравьи России, ч. 1, Казань.

Тимофеев М. А., 1953. Опыливание степной растительности как метод борьбы с общественными полевками (Microtus socialis Pall.), Сб. научн. работ Приволжск. противоэпид. ст., вып. 1, Астрахань.

ECOLOGICAL ROLE OF ANTS WHEN APPLYING GRAIN BAITS TO CONTROL SUSLIKS

M. A. TIMOFEYEV

Rostov Research Institute, Ministry of Public Health of the USSR

Summary

On the territory of North-Western Pricaspian, grain baits with zincum phosphid and sunflower oil applied to control susliks are stolen by ants Messor rufitarsis F., M. minor Andre, M. clivorum Ruzs. and Cataglyphis cursor aenescens Nyl., whereby Messor eat up the grain and Cataglyphis — the oil film covering the grain.

Activity of ants gathering baits is connected with warm weather and begins usually early in May (sometimes from the mid-April) proceeding till September—October.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1958, том XXXVII, вып. 6

РОЛЬ НАДГЛОТОЧНОГО И ПОДГЛОТОЧНОГО ГАНГЛИЕВ В ИНСТИНКТЕ ЗАВИВКИ КОКОНА У ШЕЛКОПРЯДОВ

И. А. НИКИТИНА

Лаборатория физиологии низших животных Института физиологии им. И. П. Павлова Академии наук СССР (Ленинград)

Завивка кокона гусеницами дубового шелкопряда (Antheraea pernyi) является сложным безусловным рефлексом—инстинктом—и слагается из цепи врожденных, исторически сложившихся, последовательных фаз или этапов завивки кокона. Как показали исследования М. Лобашева (1952), каждый отдельный этап или фаза завивки кокона связаны с определенной последовательностью изменения поведения гусеницы. Способ и характер укладки шелковины характеризуют определенную фазу завивки. Однако строгая стереотипность укладки шелковины может быть осуществлена только при условии относительного постоянства среды.

В процессе завивки кокона гусеница встречается с комплексом различных раздражителей: сменой освещения, изменением температуры, влажности т. д. В ответ на раздражение гусеница изменяет скорость выплетания шелковины. На свету гусеница выплетает несколько больше шелковой нити, чем в темноте. С повышением температуры скорость выплетания шелковины увеличивается, и можно наблюдать нарушение стереотипа укладки шелковины. Гусеница быстрыми движениями головы выплетает маленькие восьмерки, близко прилегающие одна к другой.

Изучение поведения гусениц дубового шелкопряда в процессе завивки кокона показывает, что связь организма со средой осуществляется посредством взаимодействия условных и безусловных рефлексов (Лобашев, 1950). У гусеницы дубового шелкопряда можно образовать временную связь при сочетании темноты — условного раздражителя — с повышенной температурой (равной 38—39°) — безусловным раздражителем После ряда сочетаний применение одной лишь темноты изменяет динамику выплетания шелковой нити: темнота приобретает сигнальное значение (Лобашев и Никитина, 1951; Никитина, 1953).

Предполагается, что надглоточный ганглий, представляющий собой высший отдел центральной нервной системы у насекомых, является координирующим органом и местом замыкания временных связей.

В литературе имеется много работ, посвященных выяснению роли надглоточного ганглия в поведении беспозвоночных животных Авторы указывают на различного рода изменения в локомоторной активности и мышечном тонусе, связанные с удалением надглоточного ганглия у различных насекомых (A. Bethe, 1897; I. Mattula, 1911, и др.).

Опыты по удалению надглоточного ганглия у гусениц дубового шелкопряда неоднократно проводились рядом авторов (Передельский, 1930; Ермаков, 1947; Гринфельд, 1950; Бобкова, 1955). Целью исследований указанных авторов являлось выяснение роли надглоточного ганглия в механизме выделения шелка. Однако вопрос о значении надглоточного и подглоточного ганглиев для процесса шелковыплетания еще далек от разрешения.

А. А. Тихомиров (1892) и Танака (I. Tanaka, 1911) считают, что выход шелка из резервуара шелкопрядильной железы связан с работой двух мускулов, из которых один подходит к заднему концу железы, а другой — к резервуару. Некоторые авторы (Михин и Соловьева, 1927; Михайлов, 1950) рассматривают продвижение шелковой массы по выводным протокам как результат сокращения мышц тела и присасывающих свойств волочильни. Жильсон (G. Gilson, 1894) и Нагакава (1928) указывали, что процесс выхода шелка следует рассматривать не как результат внутреннего давления, а как вытягивание всякой субстанции по тонким выводным протокам.

Процесс выделения шелка некоторые авторы склонны рассматривать как общий

процесс метаморфоза, зависящий от гормональной деятельности головного мозга (надглоточного ганглия). Однако М. Ермаков (1947), Т. Бобкова (1955) и др. считают, что процесс выделения шелка осуществляется нервногормональным путем.

Разногласия по вопросу о механизме шелковыведения объясняются, по-видимому, тем, что морфология и физиология шелкопрядильной железы еще недостаточно изучены. Относительно иннервации желез имеются указания в старой работе Жозефа (G. Joseph, 1880) и в более поздней работе Снодграсса (K. Snodgrass, 1952). Наиболее детально иннервация шелкопрядильной железы описана Т. Ивановой (1953).

Задачей нашего исследования является изучение роли надглоточного и подглоточного ганглиев в осуществлении цепи врожденных, безусловных двигательных рефлексов, составляющих акт завивки кокона гусеницами дубового шелкопряда.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для исследования служили гусеницы дубового шелкопряда. В различных вариантах опытов удаление надглоточного или подглоточного ганглиев производилось в разные сроки развития гусениц: 1) на 5—6-день V возраста, т. е. в фазе кормящейся гусеницы и 2) в период завивки кокона.

По литературным данным известно, что в период кормления с середины V возраста начинается увеличенная секреция шелка в резервуар шелкопрядильной железы, продолжающаяся до 2-го дня завивки кокона (Сперанская, 1948; Бобкова, 1955). Пополнение резервуара шелкопрядильной железы происходит непрерывно до конца V возраста. К началу завивки кокона длина шелкопрядильной железы в несколько раз превышает размеры тела гусеницы.

Надглоточный ганглий расположен в головной капсуле и имеет форму двух овальных телец молочно-белого цвета. От надглоточного ганглия отходят лобно-верхнегубные, обонятельные и зрительные нервы.

Перед операцией удаления надглоточного ганглия мы накладывали временную лигатуру на границе между головой и грудью. Наложенная лигатура препятствовала притоку гемолимфы в голову. Затем производили разрез хитина головы, вырезали кусочек хитина. Препаровальной иглой раздвигали мышцы головы и обнаруживали надглоточный ганглий. Нервы, отходящие от ганглия, перерезали и ганглий извлекали из головной капсулы. После удаления ганглия рану закрывали наложенным сверху кусочком хитина и замазывали специально приготовленной замазкой (смесь воска с вазелином). Во избежание быстрого притока гемолимфы лигатуру снимали медленно.

В контрольных опытах мы производили операцию в такой же последовательности, но ганглий не удаляли.

Подглоточный ганглий соединен комиссурой с надглоточным ганглием и находится на вентральной стороне тела гусеницы. От подглоточного ганглия идут нервы к нижней губе, нижней челюсти, жвалам и шелкопрядильной железе.

Методика удаления подглоточного ганглия заключалась в следующем. Вначале накладывали временную лигатуру на границе между II и III грудными сегментами. Затем производили небольшой надрез кутикулы на вентральной стороне у I грудного сегмента. Обнаруживался подглоточный ганглий, который мы извлекали после перерезки всех отходящих от него нервов. К месту разреза кутикулы прикладывали гемостатическую губку, что давало возможность избежать большой потери гемолимфы. После удаления подглоточного ганглия лигатуру постепенно ослабляли, а затем снимали.

В контрольных опытах на гусеницах дубового шелкопряда была сохранена последовательность всех приемов операции, но подглоточный ганглий мы не удаляли. Все операции проводились без наркоза.

После операции мы помечали гусениц цветными метками, давали им индивидуальные номера. Гусениц, оперированных в период кормления, помещали на ветки дуба, а гусениц, оперированных в момент завивки кокона, размещали по отдельным чашкам Петри. Для наблюдения за формой выплетаемого кокона часть контрольных гусениц, оперированных в период плетения оболочки кокона, сажали в отдельные пакетики, приготовленные из бумаги.

В послеоперационный период мы наблюдали за поведением гусениц, скоростью их развития, реакцией на раздражители и процессом шелкопрядения.

Дополнительно были поставлены контрольные опыты на гусеницах, которым не наносили никаких повреждений. Эти гусеницы развивались в нормальных условиях. При наблюдении за развитием этой группы гусениц регистрировали скорость их развития и начало завивки кокона.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ДАННЫЕ

В первой серии опытов надглоточный ганглий у гусениц дубового шелкопряда мы удаляли на 5—6-й день V возраста. После операции гусеницы продолжительное время оставались неподвижными.

Поедание листа дуба оперированными гусеницами не наблюдалось. Контрольные оперированные гусеницы лист дуба поедали неохотно. Это, видимо, объясняется тем, что при операции все же повреждались мышцы жевательного аппарата, вследствие чего гусеница не могла нормально питаться.

После удаления надглоточного ганглия можно было наблюдать укорочение тела гусеницы. Вероятно, как показали исследования Камиока (S. Kamioka, 1953) на тутовом шелкопряде, укорочение тела после экстирпации надглоточного ганглия связано с морфолого-анатомическими изменениями пищеварительного тракта. У гусениц с удаленным надглоточным ганглием и у контрольных оперированных гусениц заметно замедлялось развитие. Процесс развития контрольных гусениц проходит быстрее. Обычно неоперированные гусеницы при температуре 20—22° приступали к завивке кокона на 10—12-й день V возраста. Контрольные гусеницы, т. е. оперированные, но без удаления ганглия, начали завивать коконы на 14—16-й день V возраста. У гусениц же с удаленным надглоточным ганглием продолжительность развития V возраста в общей сложности составила 20—22 дня.

У оперированных гусениц можно было наблюдать ответную двигательную реакцию на тактильный раздражитель. Особенно ярко эта реакция обнаруживалась при прикосновении иглы к телу гусеницы в районе дыхалец. Характерно, что гусеницы с удаленным надглоточным ганглием при действии тактильного раздражителя падали с веток дуба и оставались неподвижными, а если и перемещались на новое место, то на очень малое расстояние; в то же время контрольные оперированные гусеницы хорошо держались на ветках дуба и быстро уходили от раздражителя. В середине V возраста надглоточный ганглий был удален у 57 гусениц. В контроле у 30 гусениц был произведен разрез хитина головы и обнажен надглоточный ганглий.

Сравнение результатов опытов показывает, что один разрез хитина головы без удаления надглоточного ганглия не вносил существенных изменений. Все 30 контрольных оперированных гусениц выплетали шелковую нить и завили нормальные по форме коконы. Из 57 гусениц, у которых был удален надглоточный ганглий, 36 выплетали незначительное количество шелковой нити и ни одна из оперированных гусениц не завила кокона. 10 гусениц шелковую нить не выплетали. Это, вероятно, можно объяснить индивидуальными различиями в скорости развития. Как правило, в нормальных условиях не все гусеницы одновременно приступают к завивке кокона. Начало завивки растягивается на 2—3 дня. Возможно, что в наш опыт для операции были взяты гусеницы, у которых процесс усиленной секреции шелка в резервур шелкопрядильной железы еще не начался.

Из сравнения результатов опытов видно, что процесс шелковыплетания у гусениц дубового шелкопряда с удаленным надглоточным ганглием был нарушен.

После завивки кокона гусеница претерпевает нормальный метаморфоз — превращается в куколку. Подопытные гусеницы, лишенные надглоточного ганглия, не образуя кокона, превращались в нормальных куколок, но меньшего размера, чем контрольные. Из 36 опытных гусениц 24 превратились в куколки, у восьми был частичный метаморфоз, четыре гусеницы не окуклились. Наибольшее число неокуклившихся гусениц наблюдалось среди тех, которые не выплетали шелковую нить. Из 10 гусениц, не выплетающих шелковину, окуклилась только одна. В контроле все оперированные гусеницы завили коконы и превратились в куколку.

Гусеничная стадия развития шелкопрядов включает две фазы развития: 1) фазу кормления и 2) завивки. В фазе кормления насекомое усиленно питается и растет, накапливая основной материал для построения организма взрослого насекомого в период метаморфоза. К концу личиноч-

ной стадии перед превращением в куколку гусеница приступает к завивке кокона. Происходит полная смена функции питания функцией шелкопрядения.

В следующей серии опытов мы удаляли надглоточный ганглий в разные сроки завивки кокона: в начале плетения оболочки кокона и в момент завивки его плотной оболочки.

В фазе начального плетения оболочки кокона надглоточный ганглий был удален у 34 гусениц дубового шелкопряда. Одновременно был поставлен контроль: у 10 гусениц был произведен разрез хитина головы в районе лобной пластины и обнажен надглоточный ганглий, но удаление его не производилось. Хирургическое вмешательство затормозило функцию шелковыплетания на несколько дней. У всех оперированных гусениц с удаленным надглоточным ганглием выплетание шелковой нити наблюдалось на 6—7-й день после операции. Восстановление функции шелковыплетания в контрольной группе у оперированных гусениц отмечено на 3—4-й день после операции. Оперированные гусеницы с удаленным надглоточным ганглием после операции очень вяло отвечали на прикосновение иглы к кутикуле в области дыхалец. Контрольные оперированные гусеницы от действия тактильного раздражителя перемещались на новое место.

Из 34 оперированных гусениц 24 выплетали шелковину, остальные 10 шелковую нить не выплетали, ни одна из гусениц, лишенная надглоточного ганглия, не завила кокон. В контроле было оперировано 10 гусениц. Все контрольные оперированные гусеницы выплетали шелковую нить и завили нормальные коконы.

Для учета веса шелковины гусеницы помещались в чашки Петри. В начале выплетания шелковины гусеницы, как бы воспроизводя начальную фазу завивки кокона — скрепление листочков дуба, оплетали края чашки Петри, а затем плотным слоем заплели всю чашку, закончив выплетание шелковины мелкими восьмерками (рис. 1). Гусеницы с удаленным надглоточным ганглием медленными движениями головы выплетали шелковую нить только по дну чашки Петри (рис. 2).

Как правило, шелковая нить при соприкосновении с теплым влажным воздухом легко отделяется от стекла. Снятую нить можно легко измерить. При разматывании нить оказывается эластичной и редко обрывается. В наших опытах гусеницы с удаленным надглоточным ганглием выплетали шелковую нить, которую было трудно снять со стекла, так как она рвалась на маленькие кусочки. Вероятно, в данном случае мы имели дело с измененной структурой шелковой нити.

В норме гусеница выплетает кокон — шелковую оболочку весом (в среднем) 400 *мг.* В наших опытах оперированные гусеницы с удаленным надглоточным ганглием выплетали не больше 20 *мг* шелковой нити. Вес шелка, выплетаемого контрольными оперированными гусеницами, составил в среднем 250 *мг.* Из этого следует, что при удалении надглоточного ганглия в фазе начального формирования оболочки кокона функция шелковыплетания сохраняется, но она сильно заторможена. Вероятно, нарушается и основное строение шелковой нити.

В следующей серии опытов удаление надглоточного ганглия у гусениц дубового шелкопряда производилось в более поздний срок развития, в фазе завивки плотной оболочки кокона, т. е. на 2—3-й день завивки.

Опыты показали, что удаление надглоточного ганглия в более поздний срок завивки кокона еще больше угнетает функцию шелковыплетания.

Из 34 оперированных гусениц только 11 выплетали шелковую нить; 23 гусеницы шелковой нити не выплетали. У всех оперированных гусениц сохранилась ответная двигательная реакция на тактильный раздражитель. Группа гусениц, которая выплетала шелковую нить, отвечала на тактильный раздражитель либо перемещением на другое место, либо сокращением мускулатуры тела. При этом тело гусеницы сжималось, и вся



Рис. 1. Выплетание шелковины гусеницами дубового шелкопряда, норма



Рис. 2. Выплетание шелковины гусеницами дубового шелкопряда с удаленным надглоточным ганглием

она становилась более плотной. При раздражении иглой гусениц, не выплетавших шелковину, ответная реакция на тактильный раздражитель была несколько иной. Гусеницы, цепко соприкасаясь ложноножками с поверхностью какого-либо предмета, делали несколько колебательных движений передней частью тела. Такой характер ответной реакции характеризует нормально развивающихся, неоперированных гусениц в период начала окукливания. Сроки наступления окукливания оперированных гусениц с удаленным надглоточным ганглием были разные. Группа оперированных гусениц, которые не выплетали шелковину, окуклилась на 10—11-й

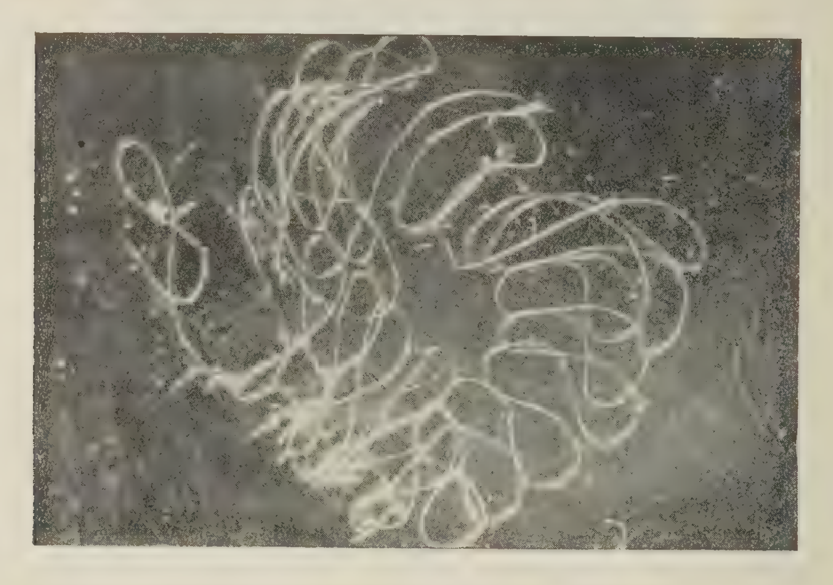


Рис. 3. Форма укладки шелковины восьмерками контрольными гусеницами дубового шелкопряда

день после операции, в то время как метаморфоз у группы гусениц, выплетающих шелковину, наступил на 13—14-й день после операции. Из 34 оперированных гусениц 23 окуклились полностью, у трех был частичный метаморфоз, пять гусениц не окуклилось, остальные взяты для контроля.

В контроле все оперированные гусеницы выплетали шелковую нить и завили коконы. Завивка кокона состоит из ряда последовательных этапов или фаз завивки. Как показали исследования М. Лобашева (1952), каждый период завивки характеризуется определенной формой укладки восьмерок. Гусеница, приступившая к постройке каркаса кокона, выплетает «размашистыми» движениями головы большие восьмерки. Постепенно со сменой последовательных этапов строительства кокона меняется и форма укладки шелковины. К моменту начала завивки оболочки кокона движения головой становятся более слабыми, ритмичными и стереотипными (рис. 3).

В наших опытах ритмичность и стереотипность в укладке шелковины также была нарушена. Гусеницы, у которых был удален надглоточный ганглий, выплетали шелковую нить аритмичными движениями головы. Восьмерки были разных размеров (рис. 4). Иногда гусеницы, не закончив начатой восьмерки, резкими движениями головы начинали выплетать новую восьмерку, которую также не заканчивали и переходили к выплетанию новой.

Эти опыты показывают, что при удалении надглоточного ганглия в более поздний срок завивки кокона функция шелковыплетания может быть либо заторможена, либо полностью выключена.

Таким образом, надглоточный ганглий является координирующим органом в поведении гусеницы при завивке кокона, с удалением его нарушается целостность нервной системы. У оперированных гусениц с удаленным надглоточным ганглием наблюдалась задержка в развитии и выплетании шелковой нити, тогда как контрольные оперированные гусеницы завили кокон и превратились в куколку. Шелкопрядильная железа, по исследованиям Т. Ивановой (1953), иннервируется III парой нервов, отходящих от подглоточного ганглия. Поэтому можно было предполагать, что удаление

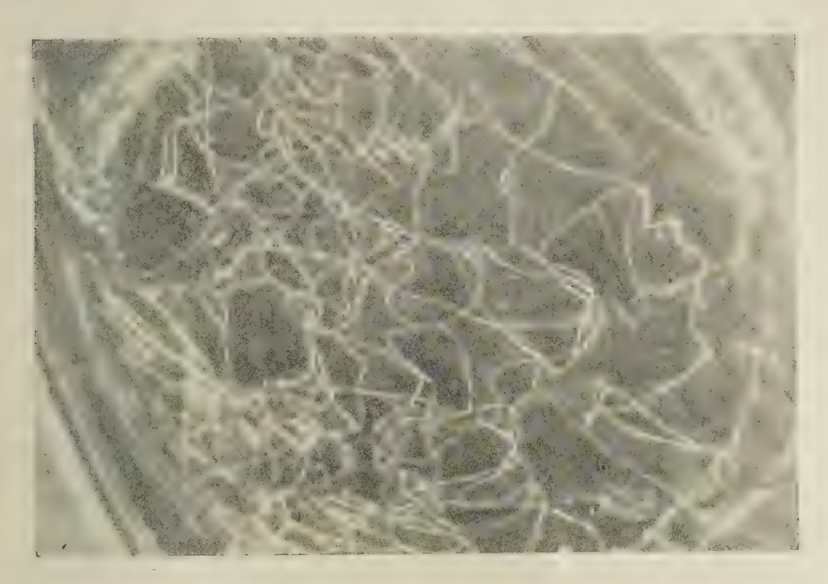


Рис. 4. Форма укладки шелковины восьмерками гусеницами дубового шелкопряда с удаленным надглоточным ганглием

подглоточного ганглия полностью исключит функцию выплетания шелка. При удалении подглоточного ганглия нарушается целостность нервной цепочки и полностью выключается иннервация шелкопрядильной железы.

Следующая серия опытов — по удалению подглоточного ганглия у гусениц дубового шелкопряда была проведена в период кормления и в период начальной фазы завивки кокона.

Подглоточный ганглий был удален в период кормления на 5 -6-й день V возраста у 17 гусениц. Одновременно у 10 гусениц были произведены контрольные операции без удаления подглоточного ганглия. Проба на тактильную чувствительность показала, что последняя сохраняется после операции, но гусеницы становятся очень вялыми и не передвигаются.

Из 17 оперированных гусениц ни одна не выплетала шелковой нити и не завила кокона. Контрольные гусеницы выплетали шелковую нить и завили нормальные коконы. Несмотря на полное отсутствие выведения секрета шелка, у подопытных оперированных гусениц метаморфоз протекал нормально, и почти все они превратились в куколок.

Результаты опытов показывают, что удаление подглоточного ганглия в V возрасте приводит к полному прекращению функции шелковыведения.

Поведение оперированных гусениц после удаления подглоточного ганглия в начале завивки кокона ничем не отличалось от поведения гусениц, оперированных в период кормления. Все 15 оперированных гусениц лежали неподвижно, шелковой нити не выплетали, метаморфоз же протекал нормально. 14 гусениц из 15 окуклились. В контроле все 10 гусениц выплетали шелковую нить, завили коконы и окуклились.

Результаты опытов показывают, что удаление подглоточного ганглия в V возрасте и в начале завивки кокона приводит к полному прекращению функции шелковыведения. Гусеницы не выплетают шелковой нити.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сложный безусловный акт завивки кокона гусеницами дубового шелкопряда осуществляется под контролем нервной системы. С удалением подглоточного ганглия нарушаются целостность организма, взаимосвязь с внешней средой и полностью исчезают инстинктивные акты поведения, имеющие приспособительное значение. У гусеницы дубового шелкопряда после экстирпации надглоточного ганглия выпадает сложный врожденный рефлекс завивки кокона, несмотря на то, что некоторое количество шелка она продолжает выплетать.

Наши данные согласуются с фактами, ранее полученными А. Передельским (1930). Автор отмечает, что гусеницы с удаленным надглоточным ганглием выпускали шелковину, прикрепляя ее к различным выступам. Получалась спутанная сетка, но коконов гусеницы не вили.

В основе процесса шелкопрядения лежит нервная регуляция. Поэтому нельзя согласиться, как нам кажется, с теорией шелкоотделения Ж. Ростана (1947), указывающего, что выделение шелка есть не что иное, как простое «выбрасывание» — освобождение от «отбросов». Шелк является белковым продуктом секретирующих клеток шелкопрядильной железы, которая находится под контролем нервной системы. В пользу нервной регуляции шелковыделения говорят полученные нами факты изменения качества и уменьшения количества шелковой нити, выплетаемой гусеницей после удаления надглоточного ганглия, а также полное прекращение выплетания шелка при удалении подглоточного ганглия, непосредственно иннервирующего шелкопрядильную железу.

В случае удаления подглоточного ганглия нарушается целостность нервной системы. Надглоточный ганглий остается изолированным от цепочки нервных ганглиев. С прекращением иннервации шелкопрядильной железы после экстирпации подглоточного ганглия полностью прекращается функция шелковыплетания. Гусеницы с удаленным подглоточным ганглием совсем не выплетают шелковой нити. Таким образом, как процесс образования секрета шелка, так и сложный инстинкт завивки кокона оказывается под контролем нервной системы гусеницы и обе эти функции связаны с деятельностью разных отделов головного мозга насекомых.

Выплетание шелковой нити не может осуществиться при отсутствии иннервирующего прибора, заключенного в подглоточном ганглии, и вместе с тем количество и качество выплетаемого шелка регулируются высшим надглоточным ганглием. Инстинктивная приспособительная реакция завивки кокона, представляющая сложную и координированную цепь врожденных рефлексов, полностью разрушается при отсутствии высшего отдела мозга насекомого — надглоточного ганглия, который является органом связи организма с внешней средой.

ЛИТЕРАТУРА

Бобкова Т., 1955. Строение и функция шелкопрядильной железы гусениц дубового и тутового шелкопрядов, Энтомол. обозрение, 34.

Гринфельд Э., 1950. Гормональные факторы выделения шелка у дубового шелкопряда, Энтомол. обозрение, 31, 1—2.

Ермаков М., 1947. Нервная система и метаморфоз у насекомых, Мед. ж., 16, Киев.

Иванова Т., 1953. Иннервация шелкопрядильной железы и анатомическое строение ее непарного выводного протока у дубового шелкопряда, Энтомол. обозрение, 33.

Лобашев М., 1950. Объективный метод изучения поведения насекомых (шелкопрядов), Ж. общ. биол., т. 11, вып. 3.— 1952. К поведению дубового шелкопряда в процессе завивки кокона, Ж. общ. биол., т. 13, вып. 6.

Лобашев М. и Никитина И., 1951. Временные связи у шелкопрядов, ДАН СССР, т. 79, № 6.
Михайлов Е., 1950. Шелководство, Сельхозгиз.
Михин Б. и Соловьева В., 1927. Природа шелка и механика его выделения, Моск. центр. шелковод. ст., т. 2, вып. 1-2.
Нагакава Ф., 1928. Учение о запарке коконов. Пер. с японск. Мейбундо — Токио.
Никитина И., 1953. Нервная регуляция выплетания шелковой нити у дубового и тутового шелкопрядов, Тр. Ин-та физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. 2.
Передельский А., 1930. К вопросу о роли нервной системы при метаморфозе у бабочек, Тр. Моск. центр. шелковод. ст., т. 4, вып. 1.
Ростан Ж., 1947. Жизнь шелковичных червей. Пер. с французск., ИЛ.
Сперанская В., 1948. Строение и рост шелкопрядильной железы у дубового шелкопряда, Сб. «Культура дубового шелкопряда в СССР», М.
Тихомиров А., 1892. К анатомии шелкопрядильной железы, Изв. комитета шелководства, т. 1, вып. 1-2.
Bethe A., 1897. Vergleichende Untersuchungen über die Funktionen des Zentralnervensystems der Arthropoden, Pflügers Arch., 68.
Gilson G., 1894. La soie les appareils sericigenes, La Cellula, X.
Joseph G., 1880. Vorläufige Mitteilung über Innervation und Entwicklung der Spinnorganen bei Insecten, Zool. Anz., Nr. 59.
Kamioka S., 1953. Morphology of the alimentary canal in the silkworm larva deprieved of the frontal ganglion, Japan J. Appl. Zool., 16, No. 3/4.
Mattula I. 1911. Untersuchungen über die Funktionen des Zentralnervensystems bei Insecten, Pflügers Arch., 138.
Snodgrass K., 1935. Principles of insect morphology, цит. по Т. Бобковой, 1955.
Tanaka J., 1911. Studies on the anatomy and physiology of the silk-producing insects, J. Coll. Agric. Tohoka Imp. Univ. Sapporo, IV, 2.



THE ROLE OF SUPRAPHARYNGEAL AND SUBPHARYNGEAL GANGLIA IN THE INSTINCT OF COCOON SPINNING OF ANTHERAEA PERNYI

I. A. NIKITINA

Laboratory of Physiology of Lower Animals, Institute of Physiology, Academy of Sciences of the USSR (Leningrad)

Summary

The work was aimed to study the role of supra- and subpharyngeal ganglia in realization of the chain of innate, unconditioned motoric reflexes making up the act of cocoon spinning by caterpillars of Antheraea pernyi. Suprapharyngeal ganglion was found to be the coordinating organ in the realization of the unconditioned innate reaction of cocoon spinning. Extirpation of this ganglion on the 5—6th day of the 5th instar and during the period of cocoon spinning inhibits the function of thread stretching and excludes the act of cocoon spinning. With the interruption of the innervation of sericteria the spinning of the silk thread also ceases. Extirpation of the subpharyngeal ganglion of a feeding caterpillar on the 5—6th day of the 5th instar and during the period of cocoon spinning completely excludes the function of silk stretching. After extirpation of either the supra- or subpharyngeal ganglion caterpillars exposed to this operation develop into pupae but their metamorphosis is slowed down.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1958, том XXXVII, вып. 6

К ИСТОРИИ ИХТИОФАУНЫ БАССЕЙНА РЕКИ КАМЫ

А. И. БУКИРЕВ и Э. А. УСОЛЬЦЕВ

Пермский государственный университет

Изучение костного материала, обнаруживаемого при археологических раскопках и геологических работах, и восстановление видового состава рыб, населявших тот или иной бассейн или водоем в минувшие эпохи, сравнение его с современной ихтиофауной помогает в решении многих важных вопросов ихтиологии: о влиянии изменений условий существования на географическое распространение рыб, динамике численности стада, темпе роста промысловых рыб в прошлом в сравнении с соответственными современными видами, размерах промысловых рыб и т. п. Анализ видового состава и промысловой роли тех или иных видов рыб в прошлом дает возможность судить о степени влияния хозяйственной деятельности человека на состав ихтиофауны. Эти и некоторые другие вопросы и являются содержанием палеоихтиологии.

Настоящая работа посвящена изучению костных остатков рыб бассейна Камы, найденных в 1954 г. при раскопках в Кыласовом городище и Орле-городке, существовавших в Прикамье несколько столетий назад: Кыласово городище в X—XIV вв., Орел-городок — в XVI—XVII вв. н. э. Оба они относятся к верхнему отделу средней Камы [1].

Изучение остатков рыб давно уже привлекало внимание палеонтологов и ихтиологов. Однако следует подчеркнуть, что палеоихтиология начала развиваться у нас лишь за последние 25—30 лет. Можно назвать работы М. И. Тихого (1923, 1929), Е. А. Штылько (1934), А. Н. Световидова (1948), Г. В. Никольского (1935, 1935а, 1937, 1943), В. Д. Лебедева (1944, 1952, 1954). Г. В. Никольскому (1945) и В. Д. Лебедеву (1953) принадлежат обзоры пресноводной четвертичной ихтиофауны СССР.

Необходимо отметить, что большинство работ относится к центральной Европейской части СССР, тогда как северная часть СССР и, в частности, районы средней и верхней Камы в отношении палеонтологии рыб остаются почти неисследованными.

Материалом для данной работы послужили сборы Камской археологической экспедиции Пермского государственного университета, проведенные летом 1954 г. под руководством В. А. Оборина [2]. Как уже говорилось, костный материал был собран в двух пунктах — Кыласовом городище и Орле-городке.

Всего в распоряжении авторов имелось 350 костных остатков и 2294 чешуи, сохранившихся в пищевых отбросах. Из костей удалось определить 315, что составляет 90,0%; из этого числа до вида определено 293 кости (93%). От общего количества чешуй до вида определено 504 (около 22%). По определенной до вида чешуе оказалось возможным установить и возраст рыб. Ввиду того, что многие чешуи были сильно повреждены (чаще всего оказывались обломанными их края), возраст рыб устанавливался по количеству годичных колец, сохранившихся на чешуе. Возможно, что периферические кольца (не более одного-двух) в этом случае не учитывались и, таким образом, возраст рыб, устанавливаемый на 1 и, реже, быть может, на 2 года был меньше действительного. В нашем материале обнаружены костные остатки шести семейств рыб — Acipenseridae, Salmonidae, Esocidae, Cyprinidae, Siluridae, Percidae,

[1] Авторы придерживаются подразделения Камы, предложенного В. В. Громовым (1954): к верхней Каме относится район от истока до впадения р. Вишеры, к средней — от Вишеры до Белой. Остальная часть является нижней Камой.

[2] Авторы выражают глубокую благодарность О. Н. Бадеру и В. А. Оборину за предоставление материала и ценные советы, полученные в ходе работы.

представленных следующими 13 видами: осетр русский, стерлядь, белорыбица, севрюга, щука, лещ, синец, плотва, язь, линь, сом, окунь, судак.

При определении остатков осетровых были использованы эталоны костей этих рыб, имеющиеся на кафедре зоологии позвоночных и ихтиологии Пермского университета (кроме белуги, эталона по которой, к сожалению, не имеется), и кафедре ихтиологии Московского университета[3]. Определение возраста осетровых рыб производилось по шлифу из первого луча (marginalia) грудного плавника. Всего удалось изготовить шлифы из 15 маргинальных лучей, принадлежащих стерляди, из числа которых 14 шлифов стерлядей из Кыласова городища и один — стерляди из Орла-городка. Изготовление шлифов производилось обычным, принятым в практике ихтиологов образом. Шлифы просматривались под лупой при увеличении 20. Из наиболее сохранившихся чешуй было изготовлено 539 препаратов для определения возраста (последний определен в 319 случаях). Перед изготовлением препаратов чешую обрабатывали 3%-ным HCl, затем осторожно отмывали кисточкой.

Ввиду того, что костный материал был собран из хронологически различных слоев, изложение полученных результатов будет вестись раздельно по каждому городищу. Описание рыб дается в порядке системы Л. С. Берга (1948—1949).

КЫЛАСОВО ГОРОДИЩЕ

Кыласово городище (X—XIV вв. н. э.) располагалось, по современному административному делению, примерно в 1 *км* от сел. Кыласово, Чермозского района, Пермской области, на правом берегу правобережного притока верхней части средней Камы — р. Иньвы, в 5 *км* от ее устья (Бадер, 1953; Оборин, 1955). Река Иньва имеет значительные размеры, ширина ее в меженный период 150—200 *м*, а в половодье достигает 400 *м*. Населяли городище предки современных коми-пермяков (Талицкий, 1951). Залегание культурного слоя в городище начинается от современной поверхности, так как дерновый слой в пункте раскопа отсутствует. Мощность культурного слоя 1,5—2,0 *м*.

Таблица 1

Семейство	Колич. остатков	
	абс.	%
Acipenseridae	90	32,7
Salmonidae	18	6,6
Esocidae	82	29,8
Cyprinidae	5	1,8
Siluridae	50	18,1
Percidae	4	1,5
Класс Pisces	26	9,5
Итого	275	100

При раскопках, помимо костных остатков рыб, обнаружено большое количество крупных железных крючков, железных (в большинстве двузубых) и костяных острог; в меньшем числе найдены грузила и берестяные поплавки. Представляет интерес медная блесна с крючком, размер которой достигает 15 *см*. Размеры найденных орудий лова свидетельствуют о том, что в прошлом, несколько столетий назад, населявшие Кыласово городище люди промышляли преимущественно крупную рыбу. К такому же заключению приводит и определение возраста рыб из этого городища. Наряду с рыболовными орудиями, были найдены и другие орудия хозяйственной деятельности человека: жернова, серпы, мотыги, остатки шкур и костей млекопитающих. Таким образом, можно с уверенностью утверждать, что в районе Кыласова городища были хорошо развиты рыболовство, животноводство, охота и земледелие.

Всего из Кыласова городища было собрано 275 костей. Из этого количества определено до рода и вида 249. Остальные кости определить не представилось возможным из-за их плохой сохранности. Результаты определений сведены в табл. 1.

Семейство Acipenseridae — осетровые

Из этого семейства в Каме встречаются белуга [Huso huso (L.)], стерлядь (Acipenser ruthenus L.), осетр русский (A. güldenstädti Br.) и сев-

[3] Пользуемся случаем выразить сердечную признательность Г. В. Никольскому и В. Д. Лебедеву за предоставление эталонов и советы при выполнении этой работы.

рюга (A. stellatus Pall.). В настоящее время в Каме, в особенности в верхней и средней ее частях, осетровые рыбы (быть может, кроме стерляди) встречаются крайне редко. Объясняется это, вероятнее всего, теми неблагоприятными условиями, которые возникли под влиянием хозяйственной деятельности человека и повлекли за собой изменение гидрологического и гидрохимического режима камских вод, а также ухудшение условий на нерестилищах. Эти изменения, по всей вероятности, нужно отнести главным образом за счет сведения лесов в бассейне Камы, а также сброса сточных загрязненных вод промышленных предприятий. Процентное соотношение костных остатков отдельных видов осетровых представлено в табл. 2.

Таблица 2

Виды рыб	Колич. остатков	
	абс.	%
Осетр	21	23,3
Севрюга	4	4,4
Стерлядь	65	72,3
Итого	90	100

Из табл. 2 видно, что 500—1000 лет назад наибольшее значение в промысле осетровых рыб имели стерлядь и осетр.

Acipenser güldenstädti Br. — русский осетр. Для бассейна Камы осетр, как уже говорилось, является ныне весьма редким. За последние 2–3 десятка лет отмечены лишь отдельные случаи поимки осетра (Меньшиков, 1929; Меньшиков и Букирев, 1934). Изредка вылавливают в Каме осетров и в настоящее время. Отмечались отдельные случаи вылова осетров (и белужек) в 1954 и 1955 гг. в Каме в нижнем бьефе водохранилища Пермской ГЭС.

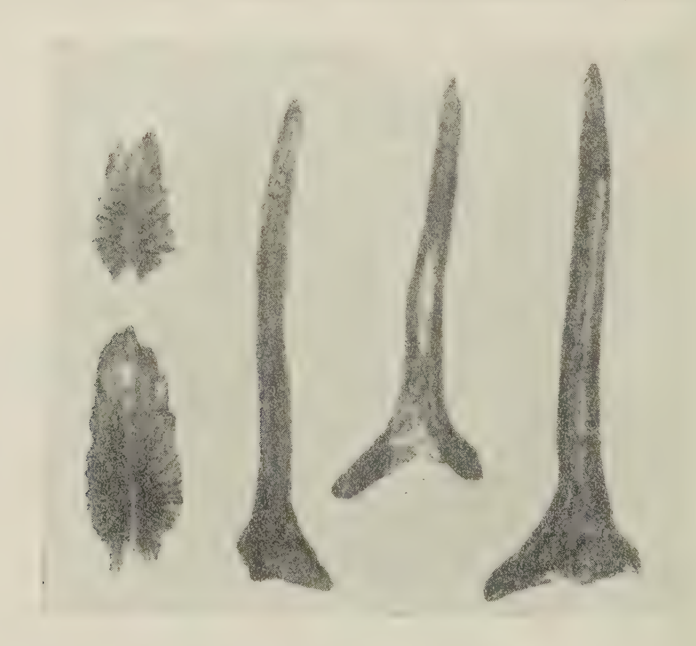


Рис. 1. Три луча осетра (marginalia)
и две спинных жучки севрюги (уменьшено)

В нашем материале обнаружены остатки 14 маргинальных лучей осетра, два обломка ключицы, один nuchale, одна плечевая кость (cleithrum) и три обломка parasphenoideum (часть костей осетровых рыб изображена на рис. 1).

Для установления размеров промышлявшихся в прошлом рыб приходится исходить из предположения о прямой пропорциональности роста в

длину маргинального луча и тела рыбы. Хотя это, вероятно, и не совсем так, но другого критерия нет. Используя эталоны соответственных костей осетра, размер и вес которого известны, оказалось возможным в восьми случаях восстановить размеры осетров из Кыласова городища.

Длина остатков лучей осетра колебалась от 137 до 180 *мм*, что соответствует размерам рыб от 101 до 137 *см* (в среднем около 115 *см*). Современный осетр таких размеров имеет вес около 10 *кг*. Можно полагать, что и средний вес осетров в уловах Кыласова городища был близок к этому. Указанный вес нельзя признать высоким, если учесть, что средний вес осетра в дельте Волги в нынешнее время составляет примерно 12 *кг*, а в самой реке — до 20 *кг*.

Важно отметить здесь то обстоятельство, что несколько столетий тому назад осетр в Каме был более многочисленной промысловой рыбой, чем ныне, когда он вообще не имеет в средней Каме (по крайней мере от Вишеры до Перми) промыслового значения.

Acipenser stellatus Pall. — севрюга. В наше время в бассейне Камы эта рыба встречается исключительно редко. К. Ф. Кесслер в 1870 г. отмечал, что ранее севрюга иногда поднималась по Каме до Чистополя. В 1905 г. в этом районе была поймана одна севрюга. Выше по Каме она не отмечалась. Вместе с тем Н. Н. Тихомиров, обработавший под руководством В. Д. Лебедева коллекцию костных остатков рыб М. В. Талицкого из Роданова городища, располагавшегося севернее Кыласова городища и Орла-городка (по Каме близ Березников), и любезно предоставивший авторам результаты обработки этого материала, в своей работе «Промысловая ихтиофауна Роданова городища на р. Каме» сообщает, что среди остатков рыб, относящихся к X—XIV вв. н. э., преобладали кости именно севрюги. Вполне вероятно, что несколько столетий тому назад ареал севрюги был более обширным и она распространялась не только по средней Каме, но и по верхней. В наших сборах обнаружены три спинных жучки и одна жаберная крышка севрюги. Следовательно, несколько столетий тому назад севрюга поднималась по Каме значительно выше, чем теперь, и являлась объектом промысла в Кыласовом городище.

Acipenser ruthenus L. — стерлядь. В недавнем прошлом стерлядь являлась промысловой рыбой по всей Каме (Меньшиков, 1929; Меньшиков и Букирев, 1934; Пробатов, 1935), хотя уловы ее и были невелики. Однако за последние годы, примерно с 30—40-х гг., запасы этой ценной промысловой рыбы в верхней, и особенно в средней Каме, резко сократились и промысел ее в указанных районах в настоящее время не имеет сколько-нибудь существенного значения. Однако, как показывают костные остатки этой рыбы, запасы ее еще несколько столетий тому назад были обильны, и стерлядь была объектом значительного промысла жителей Кыласова городища (наибольшая часть костных остатков осетровых рыб из городища принадлежит именно стерляди). В обработанной авторами коллекции содержится всего 65 костей стерляди, в том числе 63 маргинальных луча, одна спинная жучка и одна cleithrum.

Измерение размеров маргинальных ископаемых лучей стерляди показывает, что их длина колеблется от 64 до 107 *мм*, чему соответствуют абсолютные размеры рыб 530—880 *мм* (в среднем 700 *мм*). Современные стерляди такого размера имеют вес примерно 2,0—2,2 *кг* (Шмидтов, 1939). Стерлядь размером 88 *см* (самая крупная из обнаруженных в Кыласовом городище) имела вес, вероятно, более 4 *кг*, так как современные стерляди имеют такой вес при длине примерно 85—86 *см*.

Сводные данные о размерах рыб Кыласова городища и современных стерлядей приведены в табл. 3.

Как показывают данные табл. 3, в низовьях р. Камы в 1933—1934 гг. в сетных уловах преобладали рыбы размером от 30 до 50 *см*, в среднем 40 *см*; шашковой снастью в 1934—1935 гг. вылавливались более крупные рыбы — от 34 до 54 *см*, в среднем 44 *см*. В уловах по верхней Каме в

Таблица 3

Абс. длина в *см*	Нижняя Кама*				Верхняя Кама**		Средняя Кама		
	Сетные уловы, 1933—1934 гг.		Шашковая снасть, 1934—1935 гг.				Роданово городище***	Кыласово городище****	
	Число экз.								
	абс.	%	абс.	%	абс.	%	%	абс.	%
26	14	3,1	12	6,6	15	22,7	—	—	—
30	59	13,4	12	6,6	16	24,3			
34	81	18,2	24	13,1	9	13,5	—	—	—
38	76	17,0	34	19,6	21	32,0	0,9	—	—
42	74	16,7	33	18,3	3	4,5	10,3	—	—
46	58	13,3	29	16,5	—	—	—	—	—
50	32	7,3	15	8,1	—	—	55,3	1	2,8
54	16	3,6	6	3,2	—	—	—	4	8,5
58	11	2,4	6	3,2	1	1,5	—	7	14,9
62	8	1,8	4	2,2	1	1,5	27,3	6	12,7
66	7	1,6	2	1,1	—	—	—	7	14,9
70	3	0,6	1	0,5	—	—	—	7	14,9
74	1	0,2	1	0,5	—	—	4,7	5	10,6
78	—	—	—	—	—	—	—	6	12,7
82	3	0,6	1	0,5	—	—	1,5	4	8,5
88	443	100	180	100	66	100	100	47	100

* По данным А. И. Шмидтова, 1939.
** » » М. И. Меньшикова и А. И. Букирева, 1934.
*** » » Н. Н. Тихомирова, 1953 (относятся к X—XIV вв.).
**** По нашим материалам, относящимся к X—IX вв.

1934 г. преобладала стерлядь от 26 до 42 *см*, в среднем около 34 *см*. В промысле жителей Роданова городища, расположенного в районе верхнего участка средней Камы, было больше всего рыб с длиной тела от 45 до 70 *см*, в среднем около 58 *см*. В уловах Кыласова городища, относящегося к X—XIV вв. н. э. преобладали стерляди бо́льших размеров: 53—82 *см*, в среднем 70 *см*.



Рис. 2. Обломки железных острог из Кыласова городища (уменьшено)

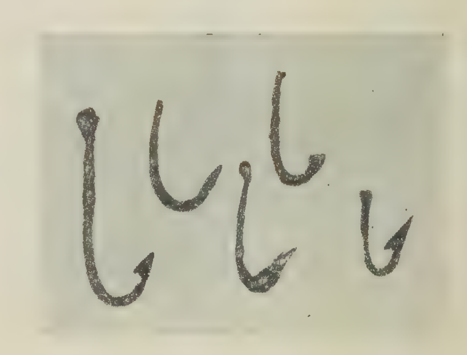


Рис. 3. Рыболовные крючки из Кыласова городища (уменьшено)

Хотя изученный костный материал, конечно, количественно невелик, он все же дает основание утверждать, что несколько столетий назад в верхней части средней Камы в уловах преобладала более крупная, сравнительно с современной, стерлядь, составлявшая значительную часть улова.

Это обстоятельство, вероятно, объясняется тем, что в то время для промысла применялись крупные, преимущественно крючные и колющие орудия лова — крупные крючки, остроги и т. п. (рис. 2 и 3), а обилие стерляди, по-видимому, позволяло вести промысел именно крупных рыб.

Определение возраста стерляди велось по шлифам колючих лучей грудного плавника. Удалось изготовить всего 14 шлифов (рис. 4) [4].

Таблица 4

Возраст	Число экз.	Абс. длина в *см*		
		мин.	макс.	средн.
Нижняя Кама (по Шмидтову, 1939)				
13+	7	53,0	72,0	64,3
15+	3	70,0	76,0	72,7
16+	3	67,2	82,0	73,1
Средняя Кама (по данным авторов)				
13+	4	57,0	65,0	60,7
15+	3	63,0	70,0	69,6
16+	2	75,6	76,3	76,0
18+	4	81,0	82,5	81,0
19+	1			88,1



Рис. 4. Шлиф грудного луча стерляди. Возраст 15+ (увеличено)

Возраст и размеры современной стерляди и стерляди из Кыласова городища приведены в табл. 4. Существенного различия в темпе роста стерляди из Кыласова городища и современной, по-видимому, нет. Необходимо, однако, отметить, что в промысле жителей Кыласова городища преобладали особи старших возрастных групп, тогда как, по данным А. И. Шмидтова (1939), в нижнем течении р. Камы в уловах преобладали рыбы младших возрастных групп.

Семейство Salmonidae — лососевые

Из лососевых рыб для бассейна Камы известны: форель (Salmo trutta m. fario) (Букирев, 1956), таймень [Hucho taimen (Pall.)] и белорыби-

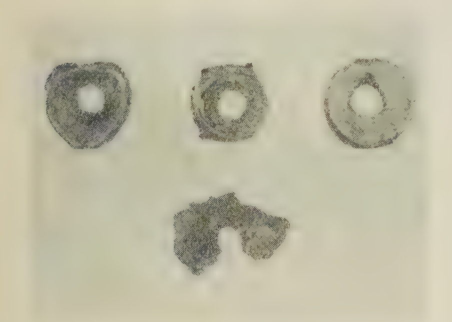


Рис. 5. Позвонки и scapula лососевой рыбы

[4] Авторы выражают признательность доценту Н. Н. Румянцеву за помощь, оказанную при изготовлении микрофотографий.

на [Stenodus leucichthys leucichthys (Güld.)]. Представители последних двух видов иногда достигают 16 *кг* веса, а таймень и более.

Среди костных остатков рыб Кыласова городища (рис. 5) обнаружено 17 позвонков, принадлежавших лососевым. Ввиду плохой сохранности материала определить возраст по позвонкам не представилось возможным. Кроме позвонков, сохранилась одна лопаточная кость (scapula), принадлежавшая, как можно предполагать, лососевой рыбе, вероятнее всего, белорыбице. Однако утверждать это с полной уверенностью мы не можем, так как, кроме скелета белорыбицы, эталонов костей других лососевых рыб, в частности каспийского лосося, в распоряжении авторов не имелось.

Семейство Esocidae — щуковые

Щука Esox lucius L. для бассейна Камы является весьма распространенной и обычной рыбой. В нашем материале обнаружено 78 позвонков щуки. К сожалению, определить возраст рыб по ним не удалось. Кроме

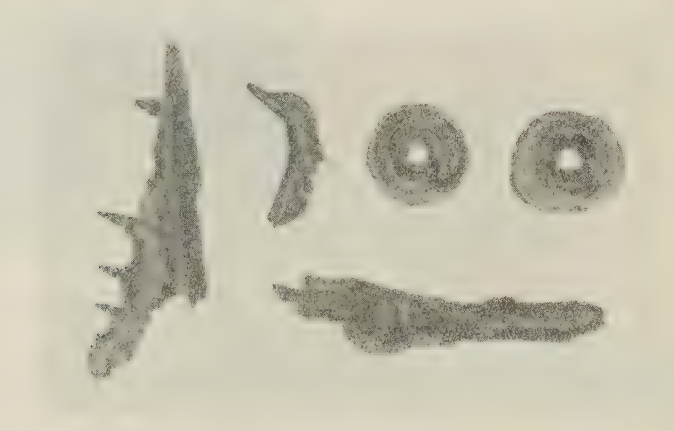


Рис. 6. Dentale, cleithrum, позвонки и обломок parasphenoideum щуки (уменьшено)

того, обнаружено 2 экз. dentale от рыб длиной 47—48 *см*, одна плечевая кость (cleithrum) от рыбы в 21 *см* (рис. 6) и один обломок parasphenoideum. Совершенно очевидно, что как ныне, так и несколько столетий тому назад, щука в бассейне Камы была обычной рыбой и являлась значительным объектом промысла.

Семейство Cyprinidae — карповые

В Каме известно 17 видов рыб, относящихся к семейству карповых (Меньшиков, 1929; Меньшиков и Букирев, 1934). В материале из Кыласова городища найдены костные остатки (рис. 7) только трех видов, а именно: двух видов рода Abramis и одного — рода Tinca. Незначительность видового состава обнаруженных карповых рыб не должна нас удивлять, так как объектом промысла из этих рыб являлись, по-видимому, только виды, достигавшие наиболее крупных размеров, например, лещ или линь. Другие, мелкие виды карповых, может быть, и промышлялись, но их нежные кости вряд ли могли сохраниться. Некоторые же карповые не являлись, как и ныне, объектом значительного промысла (например, жерех).

A b r a m i s b r a m a (L.) — лещ, являющийся ныне довольно обыкновенной и многочисленной рыбой в Каме и ее притоках, в нашем материале представлен одной костью — praeoperculum от рыбы длиной приблизительно 50—51 *см*.

Abramis ballerus (L.) — синец, в бассейне Камы встречается редко. Промыслового значения в настоящее время не имеет. В Кыласовом городище найдена одна кость — cleithrum, принадлежащая синцу длиной около 20 *см*.

Tinca tinca (L.) — линь встречается в пойменных озерах и лишь изредка попадается в реках. В исследованном материале обнаружено 3 экз. Возможно, что в прошлом этот вид в бассейне Камы был более многочисленным.

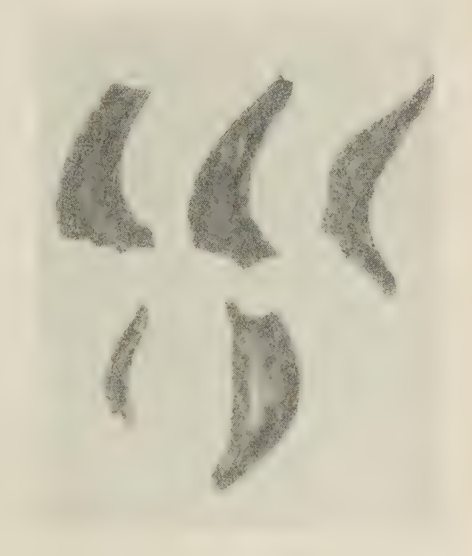


Рис. 7. Верхний ряд — cleithrum линя; нижний ряд: слева — cleithrum синца, справа — praeoperculum леща

Семейство Siluridae — сомовые

Сом Silurus glanis L. в настоящее время редко встречается в Каме и промыслового значения не имеет. Последние случаи поимки сомов в устье р. Гайвы, по сообщению М. И. Меньшикова (1929), относятся к 1928 г.

В костном материале из Кыласова городища найдено 47 позвонков и три колючих луча грудного плавника (рис. 8), что составляет 18,1% от общего числа костных остатков из этого городища. Таким образом, по количеству остатков сом занимает третье место после осетровых и щуки.

По-видимому, несмотря на то, что сом принадлежит к теплолюбивым

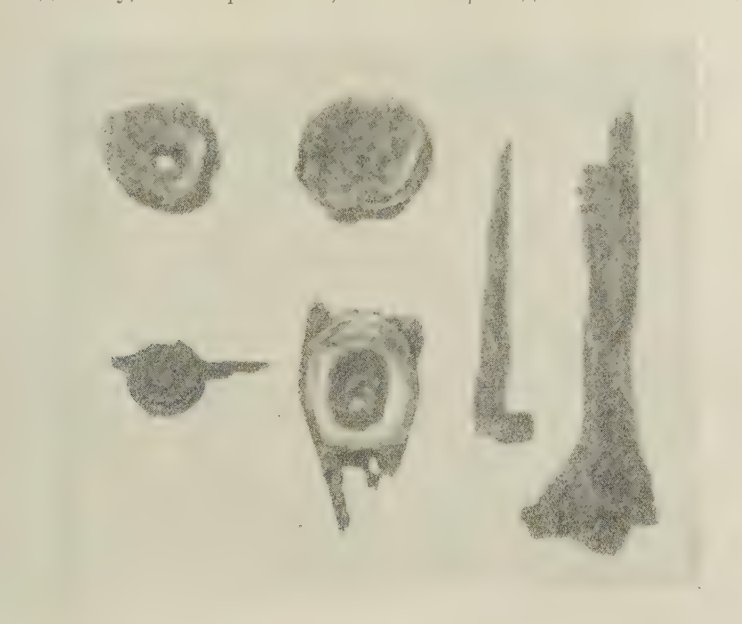


Рис. 8. Позвонки и колючие лучи грудного плавника сома (уменьшено)

рыбам, в прошлые времена он часто встречался в средней Каме, не исключая и верхних ее участков и, очевидно, являлся здесь обычной промысло-

вой рыбой. Ввиду плохой сохранности костей изготовить шлифы не удалось. По той же причине не удалось определить возраст сома и по позвонкам.

Семейство Percidae — окуневые

В материале из Кыласова городища обнаружено всего лишь четыре костных остатка рыб семейства Percidae. Два из них принадлежат судаку [Lucioperca lucioperca (L.)], два других — окуню (Perca fluviatilis L.).

Окунь в настоящее время в бассейне Камы и ее притоках — обычная рыба, имеющая промысловое значение. В исследованном материале встречены два обломка cleithrum и praeoperculum, принадлежавшие сравнительно небольшим рыбам. Судить о промысловом значении окуня в прошлом по столь малочисленным остаткам затруднительно.

Судак — также довольно обычная рыба как в Каме, так и в некоторых ее притоках. Промысловое значение в настоящее время небольшое. Вряд ли оно было значительным и в прошлом. В нашем материале судак представлен всего одной костью — dentale, принадлежавшей рыбе длиной в 51 *см*, и praeoperculum от рыбы длиной в 36 *см*.

Таким образом, костный материал из Кыласова городища включает 10 видов рыб, относящихся к шести семействам. Судя по количеству остатков, следует заключить, что в этом районе в X—XIV вв. н. э. промышлялись в основном осетровые и в первую очередь стерлядь. Добывались также щука, сом и лососевые.

Бросается в глаза крайне малое количество в Кыласовом городище костей карповых рыб, хотя вряд ли можно сомневаться в том, что и несколько столетий тому назад эти рыбы являлись в бассейне Камы широко распространенными и многочисленными. Объяснить это явление пока затруднительно.

ОРЕЛ-ГОРОДОК

Орел-городок был расположен на левом берегу р. Камы (верхняя часть средней Камы), против пос. Орел Ворошиловского района, Пермской области. Этот городок, существовавший с 1564 по 1707 г., населяли русские (Бадер, 1953; Оборин, 1954). Он находился у самого берега Камы при впадении в нее р. Яйвы, которая начинается в горах и несет в Каму чистую, холодную и прозрачную воду.

Таблица 5

Семейство	Кости		Чешуя	
	Колич. остатков			
	абс.	%	абс.	%
Acipenseridae	4	5,3	—	—
Salmonidae	4	5,3	—	—
Esocidae	47	62,7	18	0,8
Cyprinidae	7	9,3	486	21,2
Siluridae	4	5,3	—	—
Класс Pisces	9	12,0	1790	78,0
Итого	75	100	2294	100

Археологическими исследованиями установлено, что в самом конце XVII в. в районе Орла-городка Кама резко изменила свое русло, в результате чего городок оказался на левом берегу реки, тогда как до этого он находился на правом. Изменив русло, Кама смыла часть городка. Раскопки Камской археологической экспедиции производились лишь на сохранившейся от размыва территории. Изменение русла Камы подтверждается тем, что в настоящее время в районе пос. Орел, кроме основного русла, имеется еще два — левое, по которому Кама текла в конце XVII в., и правое. в виде цепи озер, являющихся, по-видимому, более древним ее руслом.

Культурный слой Орла-городка, мощность которого достигает 0,1—1,5 *м*, прикрыт дерном. Многочисленные находки остатков угля, шлаков,

гончарных изделий, орудий земледелия доказывают, что здесь хорошо было развито ремесло, земледелие, скотоводство и охота. Из орудий рыболовства в большом количестве найдены грузила различной формы. Крупных железных крючков, острог и тому подобных орудий лова здесь, в отличие от Кыласова городища, не обнаружено. Вероятнее всего, жители Орла-городка, в отличие от обитателей Кыласова городища, применяли преимущественно сетный лов, что подтверждается до некоторой степени и характером костного материала.

Всего из Орла-городка обработано 75 костных остатков и просмотрено 2294 чешуи. Эти данные сведены в табл. 5.

Из 75 костных остатков 66 принадлежат пяти семействам, принадлежность девяти костей определить не удалось. Наибольшее количество костей приходится на щуковых, далее идут карповые. Равное количество костей приходится на долю осетровых, лососевых и сомовых рыб. Щука представлена главным образом костями, а карповые — чешуей.

В отличие от Кыласова городища, в материале из Орла-городка обнаружено значительно меньшее количество костных остатков осетровых рыб и сома. Осетровые представлены здесь только стерлядью, тогда как в материалах Кыласова городища встречаются, помимо стерляди, еще и кости осетра и севрюги. По-видимому, к XVI—XVII вв. численность осетра и особенно севрюги значительно уменьшилась, и они уже утратили промысловое значение. Вполне понятным становится, что жители Орла-городка промышляли преимущественно щуку и карповых рыб.

Семейство Acipenseridae — осетровые

Единственный представитель семейства — стерлядь—представлена четырьмя маргинальными лучами рыб примерно 53, 63 и 82 *см* длиной (в среднем 65—66 *см*). Один из лучей представлял собой небольшой обломок, по которому восстановить размер рыбы было невозможно; но так как он имел лучшую сохранность, из него удалось изготовить шлиф. Это позволило определить возраст рыбы, равный 10 годам, что соответствует длине тела около 57 *см*. Незначительное количество находок костей стерляди можно объяснить тем, что в Орле-городке вообще обнаружено очень мало костных остатков. Несомненно, что в XVI—XVII вв. стерлядь в верховьях Камы должна была встречаться в значительных количествах, но, очевидно, здесь она не имела такого значения в промысле, как в районе Кыласова городища.

Семейство Salmonidae — лососевые

В Орле-городке было найдено три позвонка и плечевая кость — cleithrum, которые, несомненно, принадлежали лососевым. К сожалению, определить видовую принадлежность этих костей, ввиду отсутствия эталонов, не представилось возможным. Судить о промысловой роли лососевых в Орле-городке трудно, но, очевидно, большого значения они не имели.

Семейство Esocidae — щуковые

Наибольшее количество костных остатков, найденных в Орле-городке, принадлежит щуке. Всего было обнаружено 47 костных остатков (62,2%) и 18 чешуй. Среди костей: 4 dentale от рыб длиной 78, 59, 52, 52 *см;* 2 cleithrum, один из которых от рыбы длиной 47—48 *см*, другой представлен обломком; 2 articulare от рыб 48—49 *см* длиной; 2 ceratohyale от рыб 50—51 *см* длиной, 2 epihyale; 1 тазовая кость; 1 vomer; 2 quadratum; 2 operculum; 2 ectopterygoideum; 2 praeoperculum; 1 squamosum; 2 parasphenoideum; 1 basiocipitale; 1 suboperculum; 2 maxillare; 1 hyomandi-

bulare; 1 urohyale; обломок frontale и 15 позвонков. По-видимому, все эти кости принадлежали рыбам длиной от 47—48 до 78 *см* (в среднем 63 *см*).

В верхней Каме размеры щуки в промысловых уловах колеблются от 25 до 80 *см* (Меньшиков и Букирев, 1934). Следовательно, промысловые размеры щуки из Орла-городка не выходили за пределы современных, а были близки к ним. Из имевшихся 18 чешуй по 10 удалось определить возраст. Оказалось, что девять щук были пяти- и шестигодовиками. В промысловых уловах в верховьях Камы в 1934 г. преобладали рыбы младших возрастов — трех- и четырехгодовики. Приходится воздержаться от выводов о преобладающем значении тех или иных возрастных групп в уловах жителей Орла-городка ввиду малочисленности найденных здесь костных остатков. Можно лишь полагать, что, по-видимому, большого различия ни в возрасте, ни в размерах промышлявшихся в Орле-городке несколько сот лет тому назад щук, сравнительно с современными в верхней Каме, нет.

Несмотря на ограниченность имеющегося материала, можно считать, что в промысле жителей Орла-городка щука занимала значительное место.

Таблица 6

Возраст (лет)	Верхняя Кама*		Средняя Кама**		Орел-городок***	
	Число экз.					
	абс.	%	абс.	%	абс.	%
1	1	0,8	—	—	—	—
2	15	12,0	3	0,9	—	—
3	24	19,2	9	2,7	—	—
4	24	19,2	33	11,0	—	—
5	15	12,0	74	24,9	—	—
6	13	10,4	74	24,9	—	—
7	10	8,0	53	17,8	—	—
8	9	7,2	28	9,5	3	11,1
9	7	5,6	16	5,5	4	14,8
10	4	3,2	6	1,8	4	14,8
11	2	1,6	2	0,6	6	22,3
12	—	—	1	0,3	2	7,4
13	1	0,8	—	—	2	7,4
14	—	—	—	—	3	11,1
15	—	—	—	—	2	7,4
19	—	—	—	—	1	3,7
Итого	125	100	299	100	27	100

* По данным М. И. Меньшикова и А. И. Букирева, 1934.

** Данные любезно сообщены авторам Ю. А. Козьминым.

*** По нашим данным, относящимся к XVI—XVII вв.

Семейство Cyprinidae — карповые

Карповые представлены в основном чешуей. Из наиболее сохранившихся чешуй изготовлено 539 препаратов, причем 455 чешуй (84,4%) оказались принадлежащими роду Abramis и 31 чешуя (5,7%) — роду Leuciscus. Кроме чешуи, обнаружены четыре позвонка леща, обломок cleithrum плотвы и два обломка cleithrum рыб рода Leuciscus.

Из 31 чешуи, принадлежавший язю [Leuciscus idus (L.)] (рис. 9), возраст определен в 27 случаях. Результаты определения сведены в табл. 6.

В отличие от верхней и средней Камы, где в современном промысле преобладают рыбы младших возрастов, в Орле-городке в XVI—XVII вв. в уловах встречались в основном рыбы старшевозрастных групп — от восьмигодовиков до 11-годовалых язей.

Характерно полное отсутствие среди остатков язя младших возрастных групп, что вряд ли случайно. А если это не случайно, то можно утверждать, что промыслом в Орле-городке затрагивались более крупные особи, чем это имеет место ныне в рыболовстве по верхней и средней Каме.

Из 455 чешуй леща [Abramis brama (L.)] возраст определен в 282 случаях. Следует отметить, что у многих чешуй наружный край был сильно поврежден и, очевидно, часть годовых колец исчезла. Кроме того, многие чешуи оказались с очень сильно затемненным центром, так что

часть годовых колец в этой зоне рассмотреть не удалось. Таким образом, можно думать, что возраст, определенный по отдельным чешуям, вероятно, оказался заниженным против действительного. Результаты определения возраста леща из Орла-городка, сравнительно с современными, приводятся в табл. 7. В верхней Каме в промысловых уловах преобладал лещ в возрасте от 1^{+} до 7^{+}. В районе Добрянки (средняя Кама), по данным Н. С. Соловьевой (1954), в 1949 г. в уловах преобладали 10—14-летние лещи.



Рис. 9. Чешуя язя из Орла-городка. Возраст 10

В Орле-городке (XVI—XVII вв. н. э.), как можно судить по сохранившимся чешуям, преобладали в уловах рыбы старшевозрастных групп — от 12 до 18 лет (рис. 10). Кроме чешуй, в костном материале из Орла-городка обнаружены четыре позвонка рыб среднего размера.

Таким образом, наличие костных остатков и значительное количество чешуй, принадлежащих лещу, дает основания полагать, что в рыбном промысле населения Орла-городка лещ являлся если не важнейшей, то одной из основных промысловых рыб.

Плотва [Rutilus rutilus (L.)] является обыкновенной рыбой для бассейна Камы. В нашем материале этот вид представлен всего лишь

Таблица 7

Возраст (лет)	Верхняя Кама*		Средняя Кама**	Орел-городок***		Возраст (лет)	Верхняя Кама*		Средняя Кама**	Орел-городок***	
	Число экз.						Число экз.				
	абс.	%	%	абс.	%		абс.	%	%	абс.	%
1	43	10,9	—	—	—	13	2	0,6	6,4	40	14,0
2	60	15,1	2,9	—	—	14	2	0,6	10,0	35	12,9
3	117	29,1	5,7	—	—	15	—	—	5,0	45	15,9
4	42	10,5	6,4	—	—	16	1	0,3	2,1	40	14,0
5	46	11,4	8,7	—	—	17	—	—	0,7	19	6,8
6	28	7,7	3,6	—	—	18	—	—	1,4	19	6,8
7	35	8,6	5,7	—	—	19	—	—	0,7	10	3,5
8	10	2,5	5,7	1	0,4	20	—	—	0,7	7	2,5
9	3	0,8	4,8	4	1,4	21	—	—	—	1	0,4
10	5	1,3	7,9	16	5,6	27	—	—	0,7	—	—
11	—	—	7,2	15	5,3						
12	2	0,6	14,2	30	10,5	Итого	395	100	100	282	100

* По данным М. И. Меньшикова и А. И. Букирева, 1934.
** По данным Н. С. Соловьевой 1954, располагавшей 140 экз. лещей.
*** По нашим данным, относящимся к XVI—XVII вв.

одним небольшим обломком плечевой кости. Приходится воздержаться от какого-либо заключения о промысловой роли плотвы в прошлом, установив лишь, что она все же вылавливалась. Однако при наличии в Каме бо-

лее многочисленных, чем ныне, ценных и крупных рыб, плотва вряд ли могла иметь в уловах жителей Орла-городка существенное значение.

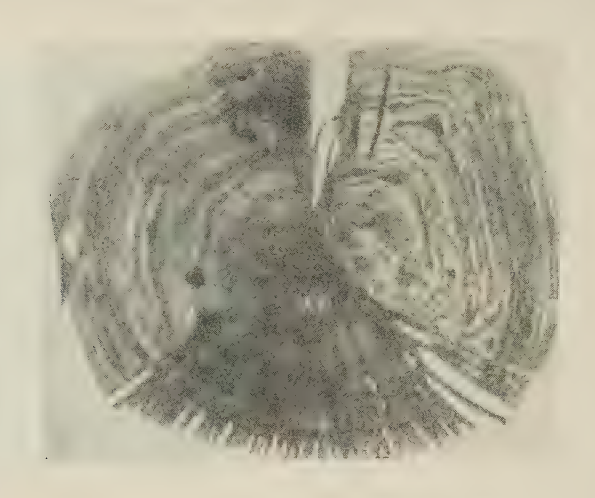


Рис. 10. Чешуя леща из Орла-городка. Возраст 17+

Семейство Siluridae — сомовые

Сом из раскопок Орла-городка представлен четырьмя позвонками. Плохая сохранность их не позволила установить возраст рыб. Однако самый факт нахождения костей сома в Орле-городке убеждает нас в том, что несколько столетий тому назад в верхней части средней Камы сом был довольно обычной рыбой и имел более широкое распространение, чем ныне. Сколько-нибудь существенно климатические условия за это время не изменились, и почти полное исчезновение в средней Каме сома объясняется какими-то иными причинами. Скорее всего, это ухудшение режима наших рек и влияние промысла. Во всяком случае никакого промыслового значения сом сейчас в верхних участках средней Камы, как и в верхней Каме, не имеет.

В отличие от Кыласова городища, где в уловах преобладали, вероятнее всего, осетровые, сом, щука и встречались лососевые, в Орле-городке наибольший удельный вес имели, наряду со щукой, карповые. Таким образом, на протяжении нескольких столетий в видовом составе промысловых рыб произошли серьезные изменения, оказавшие влияние и на современное состояние камского рыбного промысла.

В Кыласовом городище и Орле-городке были найдены кости, принадлежавшие 12 видам рыб, относящимся к шести семействам.

В настоящее время в бассейне Камы насчитывается 42 вида рыб, охватывающих 11 семейств. Если судить по костным остаткам рыб, обнаруживаемых при раскопках, то рыбное население бассейна современной Камы представляется более богатым, чем в прошлом. Однако вряд ли можно думать, что состав ихтиофауны в Каме несколько столетий назад был иным, чем ныне, так как за такой срок существенных изменений в видовом составе рыб не произошло. Ныне некоторые виды рыб в Каме являются редкими, так же как это, вероятнее всего, было и в прошлом. Другие встречаются спорадически и не имеют промыслового значения. Есть в Каме мелкие виды (пескарь и др.), не являвшиеся тогда и не являющиеся теперь промысловыми. Если даже они и промышлялись, то кости их вряд ли обнаружатся при раскопках. Следовательно, в отдаленном прошлом, как и в настоящее время, рыбным промыслом были охваче-

ны примерно те же виды рыб. Нахождение в костных остатках 12 видов рыб вполне понятно, так как современный промысел в Каме включает не большее число видов. Однако некоторые изменения в видовом составе промысловых рыб не подлежат сомнению. Так, совершенно очевидно, что сом, являвшийся в прошлом промысловым объектом, ныне утратил свое значение. То же происходит в Каме со стерлядью. Ареал некоторых рыб за последние столетия сузился. Это относится к осетру, севрюге, сому и, очевидно, к лососевым. Резко сократилась численность стада многих рыб, в том числе столь широко известной в прошлом камской стерляди.

По-видимому, основной причиной изменений в видовом составе и численности рыб в бассейне Камы являются антропогенные факторы. Вырубка лесов по берегам рек, массовый сплав древесины и главным образом спуск промышленными предприятиями загрязненных вод в Каму и ее притоки, настолько ухудшили гидрологический и гидрохимический режим в Каме и ее придаточных водоемах и, в частности, режим и естественные условия на нерестилищах, что это привело к серьезному сокращению численности стада и сужению ареала некоторых видов. Это отрицательно сказалось на размножении и нагуле таких важных промысловых рыб, как осетровые и лососевые.

ВЫВОДЫ

1. Видовой состав рыб средней Камы за истекшее тысячелетие — с X в. н. э. по настоящее время — не претерпел каких-либо изменений, но в составе промысловых рыб произошли существенные изменения. У жителей Кыласова городища значительное место в промысле занимали осетровые рыбы (особенно стерлядь), сом и встречались лососевые, спустя несколько столетий в Орле-городке, наряду со щукой, в промысле преобладали карповые. Осетровые и сом, хотя и встречались в уловах, но представлены значительно меньшим количеством костных остатков. Вероятнее всего, и промысловое значение их к концу XVII — началу XVIII вв. уже понизилось.

2. В средней Каме за истекшее тысячелетие ареал некоторых видов рыб — осетра, севрюги, лососевых, сома сократился; при этом такие виды, как севрюга и сом, почти полностью исчезли, по крайней мере, в верхнем участке средней Камы и в верхней Каме.

3. В период X—XVII вв. н. э. средние размеры промысловых рыб были выше таковых в настоящее время. В уловах преобладали рыбы старших возрастных групп.

4. Как можно судить по характеру найденных орудий лова, а также по характеру костного материала, у жителей Кыласова городища преобладал крючковый и острожный промысел осетровых, сома и других крупных рыб, а в Орле-городке первенствующее значение, по-видимому, имел сетный лов преимущественно карповых.

5. Обнаружение в Кыласовом городище и Орле-городке орудий рыбного промысла, совершенных по устройству, свидетельствует о том, что несколько столетий тому назад рыболовство в бассейне Камы было хорошо развито и являлось одной из важных сторон хозяйственной деятельности человека.

ЛИТЕРАТУРА

Бадер О. Н., 1953. Камская археологическая экспедиция в 1951 году. Кр. сообщ. Ин-та истории матер. культуры АН СССР, 51.

Берг Л. С., 1948—1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран, Изд-во АН СССР, ч. I, II, III, М.—Л.

Букирев А. И., 1956. Ручьевая форель в бассейне Камы, Сб. «На Западном Урале», Пермь.

Громов В. В., 1954. Донная фауна р. Камы, ее годовая динамика и изменения под влиянием загрязнения, Автореф. дисс., Изд. Пермск. гос. ун-та.

Кесслер К. Ф., 1870. Об ихтиологической фауне реки Волги, Тр. СПб. о-ва ест., 1.
Лебедев В. Д., 1944. К вопросу об изменении ихтиофауны р. Десны в период от последней межледниковой до современной эпохи, Зоол. ж, т. XXIII, вып. 5.— 1952. Материалы по промысловой ихтиофауне городищ рек Десны и Сейма, Уч. зап. МГУ., 158.— 1953. Пресноводная четвертичная ихтиофауна Европейской части СССР, Автореф. дисс., М.
Лебедев В. Д. и Лапин Ю. Е., 1954. К вопросу о рыболовстве в Боспорском царстве, Матер. и исслед. по археол. СССР, Изд-во АН СССР, 33.
Меньшиков М. И., 1929. Рыбы р. Камы и ее долины в окрестностях г. Перми, Изв. Биол. н.-и. ин-та Пермск. ун-та, VI, 8.
Меньшиков М. И. и Букирев А. И., 1934. Рыбы и рыболовство верховьев реки Камы, Тр. Биол. н.-и. ин-та, Пермск. ун-та, VI, 1-2.
Никольский Г. В., 1935. Материалы по ихтиофауне городищ бассейнов Ветлуги и Вятки, Зоол. ж., т. XIV, вып. 1.— 1935а. Список рыб из неолита бассейна р. Онеги, Бюл. Моск. О-ва испыт. природы, вып. 3,— 1937. К познанию ихтиофауны р. Кубани, Там же, вып. 2.— 1943. К истории ихтиофауны Белого моря, Зоол. ж., т. XXII, вып. 1.— 1945. Краткий обзор ископаемой четвертичной фауны пресноводных рыб СССР, Изв. Всес. геогр. о-ва, № 5.
Оборин В. А., 1954. Раскопки Орла-городка на р. Каме, Кр. сообщ. Ин-та истории матер. культуры, 55.— 1955. Костяная рукоятка из Анюшкара (Кыласово), Там же, 57.
Пробатов А. Н., 1935. К изучению биологии Камской стерляди, Изв. Биол. н.-и. ин-та, Пермск. ун-та, X, 1-2.
Световидов А. Н., 1948. К истории ихтиофауны р. Дона, Матер. и исслед. по археол. СССР, 8, Изд-во АН СССР, М.
Соловьева Н. С., 1954. Лещ реки Камы, Уч. зап. Молотовск. гос. ун-та, VIII, 4.
Талицкий М. В., 1951. Верхнее Прикамье в X—XIV вв. н. э., Матер. и исслед. по археол. СССР, 22, Изд-во АН СССР, М.
Тихий М. И., 1923. Acipenser из Старо-ладожских раскопок, Тр. I съезда зоол., анат. и гистол.— 1929. Fisches aus dem Palaeoliticum der Krim, Бюл. Ком. четверт. периода, I.
Шмидтов А. И., 1939. Стерлядь (Acipenser ruthenus L.), Матер. по биол. и промыслу стерляди низовьев р. Камы, Уч. зап. Казанск. ун-та, 99, кн. 4—5, 7—8.
Штылько Б. А., 1934. Неогеновая фауна пресноводных рыб Западной Сибири, Тр. Всес. геол.-развед. объед. НКТП СССР, 359.

ON THE HISTORY OF ICHTHYOFAUNA IN THE BASIN OF THE KAMA

A. I. BUKHIREV and *E. A. USSOLTSEV*

Perm State University

Summary

In the paper results are presented of the study of osseous remains of fishes dated to the X—XVII century A. D. collected by the Kama archaeological expedition of Perm university to Kylass and Orel gorodok in 1954. Species were identified to which belonged 293 bones of 350 and 504 scales of 2294. By the scales thus identified the age of fishes was determined.

The authors draw the following conclusions. The species composition of fishes in the middle part of the Kama did not undergo considerable changes since the Xth century A. D. up to the present time. At the same time, the composition of commercial fishes shows considerable changes. The range of some fishes (sturgeon, Salmonids) has reduced, some fishes (sturgeon A. stellatus, sheat fish) have almost disappeared from the Middle Kama basin and lost their commercial value. Some centuries ago average linear dimensions of commercial fishes were greater than those of recent ones. Fishes of older age groups were prevailing in catches in those times unlike contemporary ones when fishes of younger age groups prevail. Some centuries ago fishery was well developed in the Middle Kama basin being one of important branches of the economic activity of man.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1958, том XXXVII, вып. 6

НЕКОТОРЫЕ МОРФО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ КРОВЕНОСНЫХ СОСУДОВ МЛЕКОПИТАЮЩИХ И ПТИЦ

П. М. МАЖУГА

Отдел сравнительной морфологии Института зоологии Академии наук Украинской ССР (Киев)

Если говорят о строении кровеносных сосудов, то под этим обычно понимают гистологическую архитектонику стенки артерий и вен с точки зрения тех общеизвестных типов, которые устанавливаются в зависимости от преобладания мышечных или эластических элементов в средней оболочке сосуда. Общность строения сосудов, по крайней мере для всех млекопитающих, вытекает отсюда как нечто само собой разумеющееся. Но когда ближе знакомишься со строением кровеносных сосудов на сравнительно-анатомическом материале, невольно обращаешь внимание на поразительные различия в гистоструктуре и других морфологических особенностях артерий и вен в одной и той же анатомической области у различных представителей позвоночных.

У земноводных стенки кровеносных сосудов изобилуют меланофорами, делающими настолько заметными сосудистые стволы и их ветви, что последние можно легко препарировать без предварительной инъекции или окраски; у птиц обращает на себя внимание большая толщина стенок артерий и вен при сравнительно небольших их просветах; у млекопитающих не менее заметна разница в соотносительном развитии оболочек стенки артерий, дающая возможность различать кровеносные сосуды представителей различных видов животных. Для млекопитающих характерно также развитие сложной системы клапанов в венах конечностей и некоторых других областей тела.

В ответ на вопрос, в чем причина таких различий, можно высказать предположение, что это, по-видимому, связано с функциональной спецификой сердечно-сосудистой системы у животных различной высоты организации и различного образа жизни. Однако такая общая формулировка не всегда является удовлетворительным ответом на конкретный вопрос, требующий не менее конкретных фактов, которыми, к сожалению, ни сравнительная морфология, ни сравнительная физиология в настоящее время не располагают.

Если по возрастной и описательной ангиологии позвоночных в литературе имеются некоторые сведения (E. Zuckerkandl, 1894; E. Schwalbe, 1895; B. Vriese, 1902; Алксне, 1910, и др.), то этого нельзя сказать относительно функциональной анатомии и сравнительной гистологии сердечно-сосудистой системы. Отсутствие именно таких исследований является значительным препятствием, мешающим постичь сущность явлений гемодинамики и всех механизмов, связанных с ней, значение которых для практической медицины и ветеринарии совершенно очевидно.

В данном сообщении разработана функциональная морфология некоторых сосудов у млекопитающих и птиц.

Материалом для исследования послужили кровеносные сосуды грудных конечностей 19 видов взрослых млекопитающих и девяти видов птиц, существенно отличающихся друг от друга экологической характеристикой и образом жизни. Гистологическому исследованию были подвергнуты плечевая артерия и вена, части которых вырезались в области средней трети плеча. Материал фиксировался в формалине и жидкости Ценкера; заливка производилась в парафин. Срезы сосудистого пучка окрашивались гематоксилин-эозином, орсеином, резорцин-фуксином и по Маллори. На поперечных срезах артерий и вен с помощью окулярного микрометра измерялись толщина их стенки, а также соотносительное развитие внутренней, средней и наружной оболочек. Внутренний диаметр сосудов определялся на нефиксированном материале по способу И. Л. Иоффе (1952) и дополнительно—на поперечных срезах сосудов путем вычисления среднего арифметического из нескольких промеров.

На фоне общей схемы строения сосудистой стенки при сравнительно-гистологических сопоставлениях четко выступают особенности, свойственные сосудам каждой группы позвоночных. Эти особенности заметны как в соотношениях тканевых элементов внутри всей стенки сосуда и даже внутри каждого ее слоя, так и в соотношениях макроморфологических структур. Главное внимание нами было уделено изучению строения и соотносительного развития мышечно-эластического остова артерий и вен. Наряду с этим производились определения отношений: а) толщины стенки сосуда к диаметру его просвета; б) толщины стенки артерии к толщине стенки вены; в) толщины оболочек стенки артерии друг к другу. Величины этих отношений, как мы убедились, могут быть использованы для определения мощности сосуда, его, если можно так выразиться, гемодинамической силы.

ГРЫЗУНЫ

Из этой группы животных нами исследованы кровеносные сосуды у бобра, сурка, морской свинки и тушканчика.

У речного бобра (Castor fiber) плечевая артерия в исследованном отрезке имеет выраженный эластическо-мышечный тип строения. Основная масса стенки ее представлена средней оболочкой (t. media), составляющей половину толщины стенки. Границы средней оболочки с внутренней (t. intima) и наружной (t. adventitia) четко контурированы эластическими мембранами (membrana elastica interna et externa), из которых внутренняя более чем в два раза толще наружной. В средней оболочке слои циркулярных мышечных волокон разделены кольцевыми эластическими пластинами, пять из которых дифференцированы наиболее четко. Периферическая зона t. media содержит косые и продольные мускульные пучки. Внутренняя и наружная эластические мембраны представляют собой периферические слои эластического остова средней оболочки. В промежутках между кольцевыми эластическими пластинами пучки мускульных волокон разделены тонкими эластическими волокнами, направление которых не имеет строго определенной ориентировки. Внутренний эластический слой средней оболочки (membrana elastica interna) образует прочное основание для тонкой и нежной внутренней оболочки. В наружной оболочке артерии эластическое основание состоит из небольшого количества эластических волокон, расположенных преимущественно в косом и продольном направлениях. Отношение толщины внутренней, средней и наружной оболочек равно 1 : 10 : 4.

Внутренний диаметр артерии в семь раз больше толщины ее стенки. Иначе говоря, толщина стенки артерии относится к диаметру ее просвета как 1 : 7.

Стенка вены бобра очень тонкая, в ней почти не различимо деление на внутреннюю, среднюю и наружную оболочки. Толщина всей стенки составляет $^{1}/_{20}$ диаметра просвета вены и менее $^{1}/_{3}$ толщины стенки артерии, тогда как диаметр просвета вены больше диаметра артерии. Основную массу стенки вены составляет средняя мускульная оболочка, в которой содержатся тонкие эластические волокна, расположенные в круговом, косом и продольном направлениях.

У сурка (Marmota bobac) этот отрезок артерии имеет мускульно-эластический тип строения, в котором заметно выступают свои особенности. Прежде всего, в стенке артерии сурка не столь развит эластический

стов. В мускульной t. media четко дифференцированы лишь три кольцевые пластины, расположенные в основном во внутренней зоне оболочки, тогда как наружная ее зона содержит лишь тонкие эластические волокна преимущественно косого направления. Внутренняя эластическая мембрана, хотя и четко контурированная, все же менее мощная, нежели в артерии бобра. Наружная эластическая мембрана вообще плохо выражена, поэтому граница между средней и наружной оболочками заметна только по различному их тканевому составу при ином направлении волокон. Наружная оболочка артерии состоит главным образом из коллагеновых пучков при незначительном, почти незаметном содержании эластических волокон.

Соотношение оболочек в стенке артерии — 1 : 11 : 6, толщина ее стенки составляет $^1/_6$ внутреннего диаметра.

В стенке вены эластический остов представлен тонкой внутренней мембраной. Мускульная t. media эластических волокон почти не содержит.

Толщина стенки вены составляет $^1/_{25}$ внутреннего ее диаметра и менее $^1/_4$ толщины стенки артерии.

У тушканчика (Alactaga jaculus) строение артерии и вены более приближается к строению этих сосудов у сурка. Оболочки в стенке артерии по своей толщине составляют пропорцию 1 : 8 : 2. Толщина стенки артерии равна примерно $^1/_4$ диаметра ее просвета, в то время как толщина стенки вены составляет около $^1/_{14}$ величины диаметра просвета вены. Артериальная стенка у тушканчика в два раза толще венозной.

У морской свинки (Cavia porcellus) плечевые сосуды построены по мышечному типу и в этом отношении они заметно отличаются от сосудов прочих исследованных грызунов. Эластические элементы в стенке артерии и вены представлены только внутренней эластической мембраной, которая в артерии имеет выраженную двуконтурность. В средней и наружной оболочках обнаруживаются лишь единичные тонкие волокна эластической ткани. Гладкомышечная средняя оболочка составляет около $^2/_3$ всей массы стенки артерии. Наружная оболочка состоит в основном из рыхлой соединительной ткани, богатой коллагеновыми пучками. Толщина стенки артерии равна $^1/_5$ диаметра ее просвета, тогда как в вене диаметр просвета больше толщины стенки в 34 раза. Соотношение оболочек в стенке артерии по толщине составляет 1 : 8 : 3; стенка вены в пять раз тоньше стенки артерии.

ХИЩНЫЕ

Среди хищных исследованы семь представителей четырех семейств (медведь бурый, волк, собака-волк, лисица, енотовидная собака, хорек, кошка).

Медведь бурый (Ursus arctos). В артерии медведя преобладает мышечный тип строения. Эластическое основание в наружной оболочке состоит почти сплошь из эластических пучков циркулярного, косого и меньше продольного направлений. В средней оболочке эластические элементы представлены в виде тонких волокон, которые больше сосредоточены во внутренней зоне оболочки и имеют циркулярное направление. В наружной ее зоне эластические волокна отмечаются в незначительном количестве, причем направление их не имеет определенной ориентировки. Вследствие неравномерного распределения эластических волокон и их различного направления в толще средней оболочки у медведя четко различимы два слоя: внутренний — мускульно-эластический и наружный — мускульный, прилежащий к t. adventitia (рис. 1). Внутренняя эластическая мембрана выражена очень слабо, наружная отсутствует совсем. Оболочки артерии поэтому можно различить только по тканевому составу. Это особенно касается резкого перехода от мускульной t. media к

сплошь эластической t. adventitia. Оболочки артерии по толщине находятся в соотношении 1 : 11,5 : 4,5; толщина всей стенки составляет $^1/_6$ диаметра просвета артерии.

Эластический остов вены медведя представлен в основном большим количеством циркулярных волокон в наружной оболочке. В мускульной средней оболочке также залегают эластические волокна, но они здесь имеют не круговое, а продольное и косое направления, поэтому на поперечных срезах вены заметны в виде несколько вытянутых точек, почти равномерно распределенных в толще оболочки. В вене нет столь резкой границы между средней и наружной оболочками, как это наблюдается в артерии. Внутренняя эластическая мембрана развита ничтожно, а наружная не дифференцирована вовсе, поэтому переход от средней оболочки к наружной не контурирован, если не считать иного направления эластических волокон. Толщина стенки вены составляет $^1/_{18}$ диаметра ее просвета и около $^1/_3$ толщины стенки артерии (рис. 2).

У волка (Canis lupus) и собаки-волка (Canis × Lupus) артерия и вена построены примерно по тому же типу, что и у медведя. Эластические мембраны дифференцированы слабо, особенно наружная. Средняя оболочка в основном мускульная с небольшим количеством циркулярных тонких эластических волокон, которые у волка сконцентрированы во внутренней зоне t. media, а у собаки-волка расположены более или менее равномерно в ее толще; поэтому для собаки-волка деление средней оболочки на внутреннюю и наружную зоны не характерно. Наружная оболочка как бы сплошь состоит из эластических пучков. Пропорция толщины оболочек стенки артерии составляет у волка и собаки-волка 1 : 10 : 6; толщина стенки артерии у обоих представителей равна $^1/_5$ диаметра ее просвета.

В стенке вены эластический остов выражен одинаково во всей ее толще и представлен в основном спирально расположенными эластическими пучками. Внутренняя и наружная мембраны не дифференцированы. Толщина стенки вены у волка равна $^1/_{16}$ ее диаметра, у собаки-волка — $^1/_{17}$.

У лисицы (Vulpes vulpes) на препаратах, окрашенных гематоксилин-эозином и по Маллори, оболочки стенки артерии контурированы очень четко. Отношение их толщины между собой составляет 1 : 9,5 : 6. При окраске орсеином четко выступает эластический остов, выраженный наиболее сильно в адвентиции, которая сплошь пронизана эластическими пучками. Внутренняя эластическая мембрана резко контурирует границу между средней и внутренней оболочками, наружная же мембрана почти не дифференцирована. Основную массу средней оболочки составляют гладкомышечные пучки, но в толще имеются также эластические волокна, расположенные циркулярно. Таких колец тонких эластических волокон отмечается 7—8. Их концентрические круги разграничены толстыми прослойками мышечной ткани. Эластический остов в средней оболочке более выражен во внутренней ее зоне (рис. 3). Ближе к наружной оболочке концентрические круги эластических волокон становятся реже и тоньше и в самых периферических слоях средней оболочки исчезают полностью. В наружных слоях средней оболочки эластические волокна не только беднее представлены, но они не имеют здесь выраженного циркулярного направления, как в слоях внутренних. Самое внутреннее эластическое кольцо наиболее мощно и представляет собой внутреннюю эластическую мембрану. Толщина стенки артерии равна $^1/_4$ диаметра ее просвета.

Строение вены у лисицы напоминает строение вены предыдущих псовых. Толщина ее стенки составляет $^1/_{15}$ диаметра просвета вены и менее $^1/_2$ толщины стенки артерии.

Сосуды енотовидной собаки (Nyctereutes procionoides) имеют строение, сходное со строением сосудов лисицы. Однако концентрические круги эластических волокон в средней оболочке отмечены в меньшем количестве (пять), и расположены они в толще оболочки более равномерно. Пропорция оболочек стенки артерии составляет 1 : 10 : 5; толщина стенки

артерии равна $^1/_5$ диаметра ее просвета, промеры стенки вены и диаметра ее просвета составляют отношение 1 : 15.

В строении сосудов кота (Felis domestica) хотя и отмечается общий принцип, характерный для сосудов исследованных хищных, но имеются и некоторые особенности. Прежде всего значительно мощнее, чем у псовых, развита внутренняя эластическая мембрана и четко контурирована наружная эластическая мембрана (рис. 4). Последняя, как уже отмечалось, у предыдущих хищных отсутствовала. Средняя оболочка артерии, наоборот, содержит меньшее количество эластических волокон. Они обычно представлены тремя нежными концентрическими слоями, расположенными во внутренней зоне t. media. Остальная масса средней оболочки состоит из гладкомышечных пучков. Наружная оболочка содержит большое количество эластических элементов, но их все же значительно меньше, чем в адвентиции артерии медведя или лисицы. Отношение оболочек в стенке артерии составляет 1 : 10 : 6; толщина стенки артерии равна $^1/_5$ диаметра ее просвета.

В артерии хорька (Mustela putorius) бросается в глаза сильное развитие эластического остова. Толща средней оболочки равномерно пронизана шестью грубыми кольцевыми эластическими пластинами, между которыми расположены тонкие эластические волокна. Самая внутренняя из пластин образует основание для t. intima и, следовательно, может быть обозначена как membrana elastica interna. Наружная эластическая пластина контурирует границу между средней и наружной оболочками и может быть обозначена как membrana elastica externa. Если средняя оболочка артерии хорька изобилует эластическими элементами, то в адвентиции они представлены бедно, причем не имеют выраженного кольцевого расположения. Соотношение толщины оболочек в стенке артерии хорька выражается пропорцией 1 : 4,5 : 2. Толщина стенки артерии составляет $^1/_4$ диаметра ее просвета, тогда как стенка вены в 16 раз тоньше диаметра своего просвета и немного более чем в два раза тоньше стенки артерии.

КОПЫТНЫЕ

Исследованный материал включает всего четыре представителя копытных, два из них — дикой фауны (муфлон, косуля) и два — домашних животных (свинья, овца).

У муфлона (Ovis orientalis) плечевая артерия и вена представлены мышечно-эластическим типом с явным преобладанием мышечных элементов, мышечная средняя оболочка образует основную массу стенки сосуда. Однако эластический остов выражен так же хорошо во всей толще стенки. Граница между внутренней и средней оболочками контурирована мощной внутренней эластической мембраной. В средней оболочке между мышечными слоями расположены три такие круговые эластические пластины, соединенные между собой косо проходящими эластическими волокнами. Наружная эластическая мембрана плохо дифференцирована. Адвентиция почти сплошь состоит из эластических пучков. В средней оболочке вены эластические пластины не обнаружены. По типу строения и соотношению гистоэлементов в стенке сосуды муфлона весьма напоминают сосуды некоторых грызунов (сурка, тушканчика).

Такой же тип строения сосудов, как у муфлона, отмечен и у косули (Capreolus pygargus) при значительно большей относительной их мощности. Так, если у муфлона толщина стенки артерии равна $^1/_7$ диаметра ее просвета, то у косули она составляет более $^2/_3$ размера диаметра; у муфлона соотношение мощности оболочек стенки артерии выражается пропорцией 1 : 10 : 5, у косули эта пропорция равна 1 : 12 : 4. Особенностью исследованных сосудов косули является также и то, что внутренняя эластическая мембрана дифференцирована в них очень слабо.

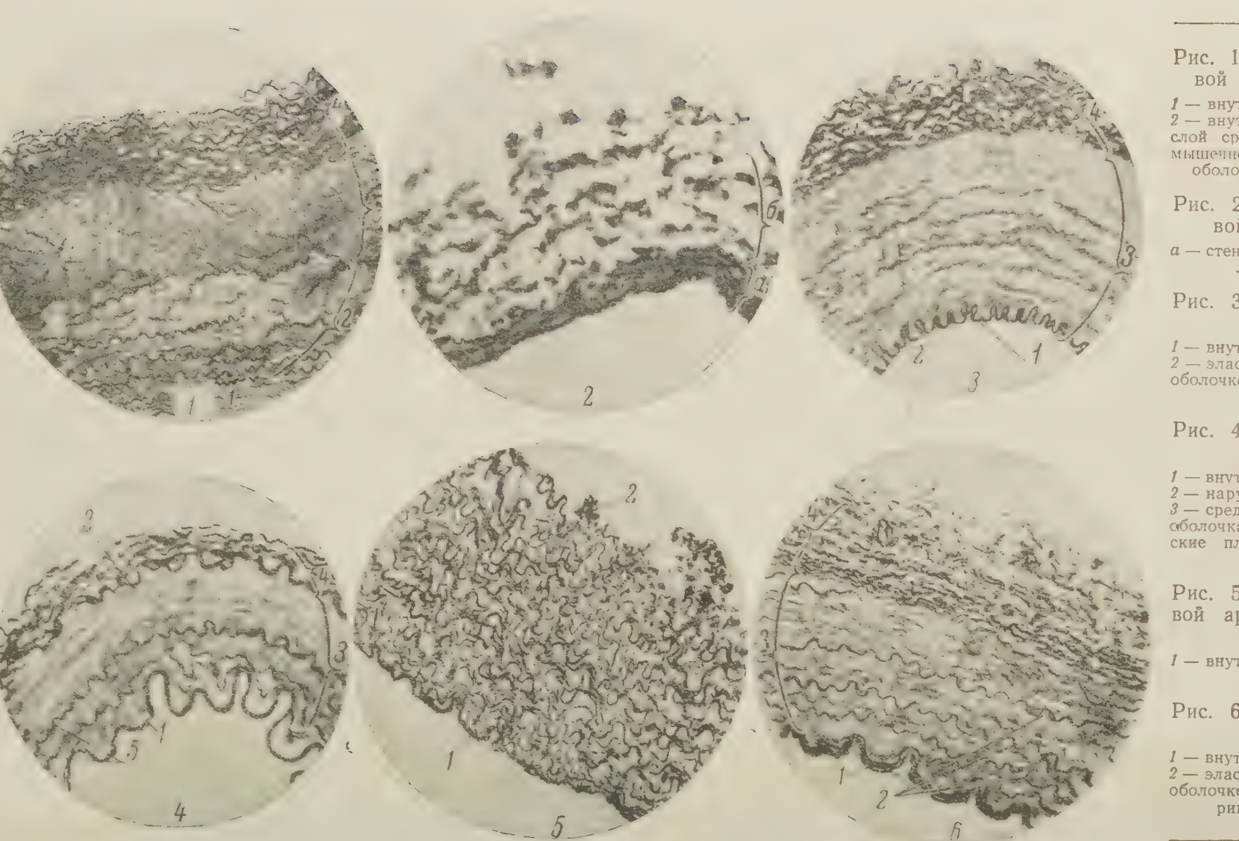


Рис. 1. Поперечный срез плечевой артерии бурого медведя

1 — внутренняя эластическая мембрана, *2* — внутренний эластическо-мышечный слой средней оболочки, *3* — наружный мышечно-эластический слой средней оболочки, *4* — наружная оболочка

Рис. 2. Поперечный срез плечевой вены бурого медведя

а — стенка вены, *б* — прилежащая рыхлая соединительная ткань

Рис. 3. Поперечный срез плечевой артерии лисицы

1 — внутренняя эластическая мембрана, *2* — эластические волокна в средней оболочке, *3* — средняя оболочка, *4* — наружная оболочка

Рис. 4. Поперечный срез плечевой артерии кошки

1 — внутренняя эластическая мембрана, *2* — наружная эластическая мембрана, *3* — средняя оболочка, *4* — наружная оболочка, *5* — циркулярные эластические пластины в толще средней оболочки

Рис. 5. Поперечный срез плечевой артерии овцы (окраска орсеином)

1 — внутренний край стенки, *2* — наружный край стенки

Рис. 6. Поперечный срез плечевой артерии резуса

1 — внутренняя эластическая мембрана, *2* — эластические пластины в средней оболочке, *3* — средняя оболочка артерии, *4* — наружная оболочка

У овцы (Ovis aries) и свиньи (Sus scrofa) сосуды имеют выраженный эластический тип строения без заметных границ в стенке между слоями (рис. 5).

ПРИМАТЫ

В сосудах исследованных приматов (шимпанзе, резус, бабуин) заметно преобладают мышечные элементы над эластическими. Основная масса стенок артерии и вены представлена мышечной средней оболочкой, которая у резуса (Macacus rhesus) и бабуина (Cynocephalus babuin) составляет $^2/_3$ толщины стенки, а у шимпанзе — $^1/_2$. Разница все же отмечается не только в толщине оболочек, но также и в их гистологическом составе. На срезах артерии резуса очень четко разграничены оболочки стенки, преимущественно за счет их гистологической разнородности. Внутренняя оболочка разграничена со средней толстой двухконтурной эластической мембраной (рис. 6). Средняя оболочка состоит в основном из мышечной ткани, слои которой разделены тонкими круговыми эластическими пластинками. Таких пластинок во всей толще средней оболочки отмечается три-четыре, не считая внутренней эластической мембраны. Наружная оболочка состоит преимущественно из эластических пучков косого направления. Эластическая наружная мембрана отсутствует. Соотношение оболочек артерии по толщине выражается пропорцией 1 : 10 : 5; толщина стенки артерии равна $^1/_4$ диаметра ее просвета.

Стенка вены состоит также в основном из мышечной ткани при незначительном количестве эластических волокон: толщина ее составляет $^1/_{40}$ диаметра просвета вены и $^1/_5$ толщины стенки артерии. У резуса, как и у других исследованных приматов, плечевая вена имеет удвоенный ствол.

Строение артерии бабуина сходно с описанным для резуса, если не считать того, что эластические элементы в средней оболочке артерии бабуина представлены богаче.

У шимпанзе (Anthropopithecus troglodytes) границы между оболочками в стенке артерии стерты. Это объясняется, с одной стороны, тем, что в средней оболочке нарастает количество эластических волокон и она приобретает структуру, близкую к структуре адвентиции, а с другой стороны,— в стенке артерии шимпанзе не столь четко дифференцирована внутренняя эластическая мембрана. Количество мышечных элементов, заполняющих пространство между эластическими пластинами во внутренней зоне стенки артерии, по направлению к периферии постепенно уменьшается и их место занимают коллагеновые пучки. Вена же, напротив, по строению стенки существенно не отличается от вен резуса и бабуина.

Если говорить о типах строения сосудов у исследованных приматов, то у резуса и бабуина их можно отнести к мышечно-эластическому типу с преобладанием мышечных элементов, у шимпанзе строение артерии представлено эластическо-мышечным типом с преобладанием эластических волокон.

ЛАСТОНОГИЕ

Из этой группы млекопитающих нами исследован тюлень (Phoca vitulina). У тюленя плечевая артерия построена по эластическому типу. На поперечных срезах, окрашенных орсеином и резорцин-фуксином, видно большое количество циркулярных эластических волокон, равномерно расположенных в толще стенки артерии. Самое внутреннее кольцо эластического основания представляет собой внутреннюю эластическую мембрану. Следовательно, эластический остов равномерно выражен во всей толще стенки артерии тюленя. Однако внутренняя половина толщи стенки содержит в межэластических пространствах мышечные волокна, в то время как в наружном ее слое эти пространства заполнены в основном

коллагеновыми пучками. По аналогии с артериями других млекопитающих упомянутые зоны в стенке артерии тюленя соответствуют средней и наружной оболочкам. Толщина их примерно одинакова. Отношение толщины стенки артерии к диаметру ее просвета равно $^1/_{10}$. Вена у тюленя также имеет выраженный эластический тип строения. В стенке ее заложены на равномерных расстояниях циркулярные эластические волокна. Стенка вены в 6,6 раза тоньше стенки артерии.

ПТИЦЫ

Подбор материала для исследования сосудов птиц производился с таким расчетом, чтобы в него были включены представители групп, различных в систематическом отношении и по образу жизни. Это дало возможность обнаружить общие закономерности, свойственные птицам вообще, а не какой-нибудь одной систематической группе.

Орлан (Haliaeetus albicilla). На поперечных срезах сосудов бросается в глаза очень мощная их стенка, упругость которой обеспечивает посмертное сохранение правильных контуров сосуда. Исследованный отрезок артерии и вены орлана имеет мышечный тип строения. Основу стенки сосуда образует гладкомускульная t. media, которая и в артерии и в вене составляет почти $^3/_4$ ее толщины. Эластический остов развит в основном в наружной оболочке. В двух других оболочках стенки (внутренней и средней) эластические элементы представлены очень бедно в виде нежной внутренней эластической мембраны и ничтожного количества еле заметных волокон, расположенных между мышечными пучками средней оболочки в различных направлениях (рис. 7).

О мощности стенок артерии и вены орлана можно судить уже на основании сопоставления их толщины с диаметром просвета сосуда. Диаметр просвета артерии только в $1^1/_2$ раза больше толщины ее стенки, а диаметр вены превосходит по своим размерам толщину стенки вены в семь раз. Таких соотношений мы не наблюдали ни у одного млекопитающего.

Грач (Corvus frugilegus). Тип строения артерии и вены такой же, как и у орлана. Мышечная t. media развита настолько сильно, что образует собой основную массу ($^4/_5$) стенки артерии. Эластические элементы сосредоточены в основном в сравнительно тонкой ($^1/_5$) наружной оболочке. Во внутренней и средней оболочках они представлены такими же ничтожными образованиями, как и в сосудах орлана. Толщина стенки артерии у грача даже немного превосходит размеры диаметра ее просвета.

Характерной особенностью кровеносных сосудов исследованных птиц, в том числе и грача, является наличие в их адвентиции большого количества интрамуральных сосудов (vasa vasorum) и нервов, что хорошо заметно на поперечных срезах сосудов, окрашенных по Маллори. В поверхностных слоях стенки артерии эти сосуды формируют своеобразную сосудистую зону (рис. 8, *а*).

В вене грача на срезах четко различимы три слоя, из которых самым мощным является средний мышечный (рис. 8, *б*). По относительной мощности стенок вена превосходит мощность артерий некоторых млекопитающих. Толщина стенки вены грача составляет половину диаметра ее просвета. Как видно из предыдущего описания, отношение толщины стенки к диаметру просвета не достигало такого выражения в венах млекопитающих.

Нанду (Rhea americana). Тип строения сосудов тот же, что и у предыдущих представителей птиц. В средней оболочке эластические волокна хотя и очень нежны, но встречается их здесь больше, чем в артерии орлана и грача. Наружная оболочка сравнительно тонкая, остов ее представлен спиральными эластическими пучками. Оболочки стенки артерии находятся в соотношении 1 : 20 : 4, т. е. средняя (мышечная) оболочка составляет $^4/_5$ общей толщины стенки, которая в свою очередь равна $^1/_5$ диаметра

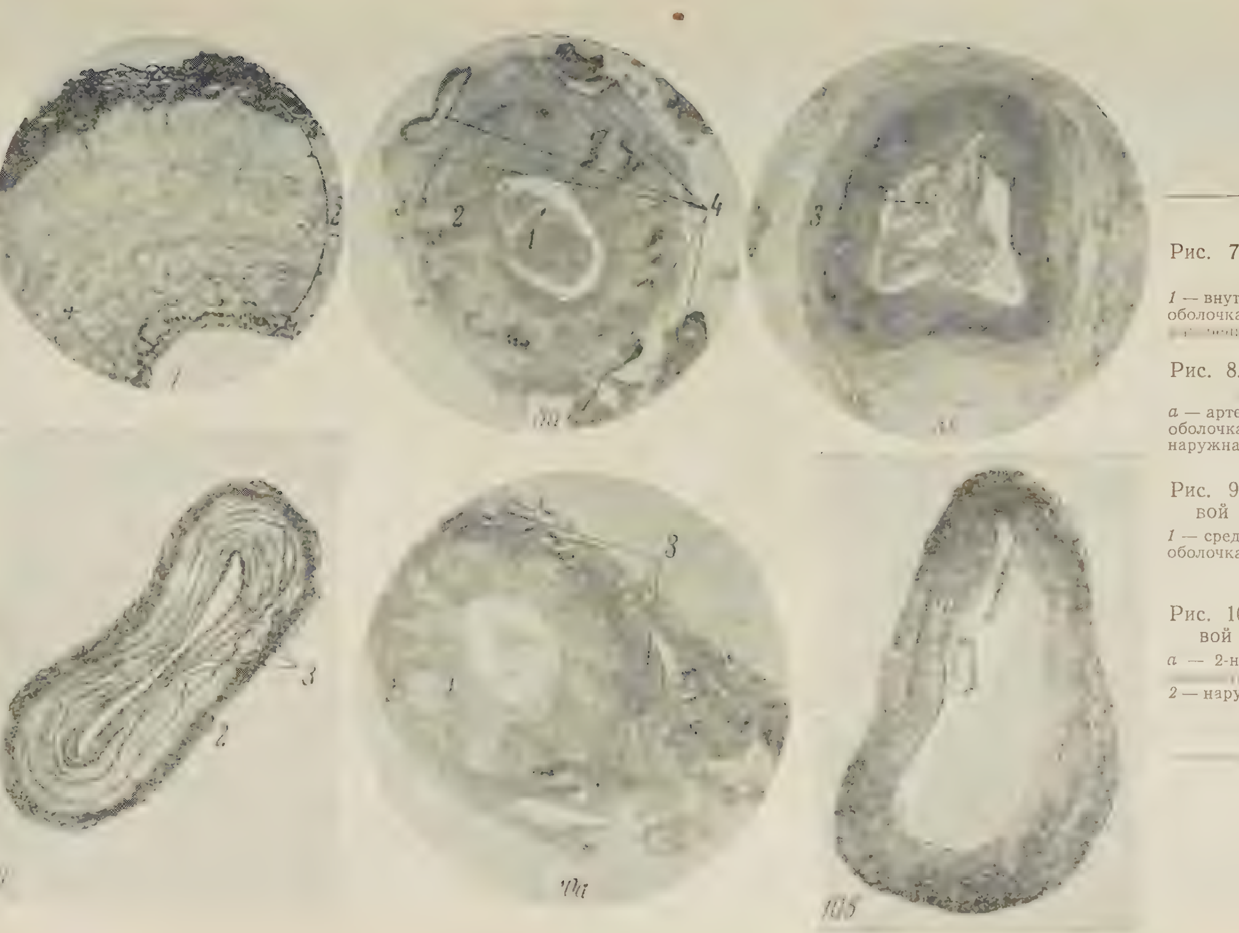


Рис. 7. Поперечный срез плечевой артерии орлана

1 — внутренняя оболочка, *2* — средняя оболочка, *3* — наружная оболочка, *4* — [illegible]

Рис. 8. Поперечные срезы плече-[illegible] сосудов [illegible]

а — артерия, *б* — вена; *1* — внутренняя оболочка, *2* — средняя оболочка, *3* — наружная оболочка, *4* — vasa vasorum

Рис. 9. Поперечный срез плечевой артерии домашней утки

1 — средняя оболочка, *2* — наружная оболочка, *3* — эластический остов сред-[illegible]

Рис. 10. Поперечный срез плечевой артерии домашнего гуся

а — 2-недельного возраста, *б* — 1,5-го-[illegible] *2* — наружная оболочка, *3* — vasa vasorum

просвета артерии. Подобные соотношения характерны и для артерии пингвина (Pygoscelis antarktika). Вена также имеет выраженный мускульный тип строения. На срезах, окрашенных гематоксилин-эозином, в стенке вены четко разграничиваются три оболочки. Эластическое основание выражено слабо. Толщина стенки вены равна $^1/_{16}$ части диаметра ее просвета и $^1/_2$ толщины стенки артерии.

Просянка (Emberiza calandra). В артерии эластический остов выражен во всех трех оболочках стенки. Внутренний слой остова образован хорошо дифференцированной membrana elastica interna; в мышечной t. media залегают с равномерными промежутками две круговые эластические пластины, между которыми обнаруживаются волокна косого направления. На границе с наружной оболочкой расположена слабо дифференцированная membrana elastica externa. В адвентиции эластические элементы представлены еще богаче. Средняя оболочка артерии составляет $^5/_6$ толщины всей ее стенки. Толщина стенки артерии равна $^1/_3$ диаметра ее просвета. Вена представлена мышечным типом, поэтому ее стенка содержит очень мало эластических элементов. Толщина стенки вены равна $^1/_8$ диаметра ее просвета и $^1/_3$ толщины стенки артерии.

Курица (Gallus domesticus). Строение артерии и вены весьма близко к строению этих сосудов у нанду, поэтому останавливаться на описании отдельных структур нет необходимости. Эластический остов выражен в основном в наружной оболочке. В остальной массе стенки эластические элементы ограничены нежной внутренней мембраной и отдельными тонкими волокнами в средней оболочке. Отношение толщины стенки артерии к диаметру ее просвета равно $^1/_4$. Мускульная t. media составляет $^4/_5$ толщины стенки артерии.

В сосудах утки (Anas platyrhynchos) и шилоклювки (Recurvirostra avocetta) при сходном общем типе их строения, свойственном всем другим исследованным птицам, отмечена следующая особенность: эластическое основание в средней оболочке более выражено и содержит у утки четыре (рис. 9), а у шилоклювки — шесть циркулярных пластин, между которыми расположены волокна косого направления. Толщина стенки артерии равна у утки $^1/_3$, у шилоклювки — $^1/_5$ диаметра ее просвета.

Гусь домашний (Anser domesticus). Нами исследованы сосуды у гуся двух возрастов — 2-недельного и 1,5-годовалого. Уже эти исследования дали возможность отметить некоторые возрастные особенности, выражающиеся прежде всего в изменении с возрастом мощности сосуда. У гуся 2-недельного возраста толщина оболочки артерии намного превосходит размеры диаметра просвета, а мускульная t. media составляет $^4/_5$ толщины всей оболочки артерии. В этом отношении и по ряду структурных особенностей артерия молодого гуся почти не отличается от артерии взрослого грача (рис. 10,*а*). Однако вена у гуся несколько менее мощная, чем у грача. Толщина ее стенки в 4,6 раза меньше диаметра просвета, в то время как у грача толщина стенки равна $^1/_2$ диаметра вены. У гуся в возрасте 1,5 года диаметр просвета артерии превосходит толщину ее стенки в 3,7 раза, а средняя мышечная оболочка составляет только $^2/_3$ толщины всей стенки артерии (рис. 10,*б*). В вене изменения с возрастом еще более значительны. Толщина ее стенки становится почти в 20 раз меньше диаметра просвета.

Данные эти свидетельствуют о том, что с возрастом у гуся изменяется количественный состав гистоэлементов в стенке сосудов (при сохранении типа их строения), что приводит к изменению мощности артерий и вен.

* * *

Прежде чем перейти к анализу изложенного, уместно здесь коснуться некоторых обозначений, вошедших в гистологическую литературу, но не вполне соответствующих действительной структуре сосудов.

По общепринятому подразделению стенки сосуда на оболочки, внутренняя эластическая мембрана относится к t. intima, а наружная — к t. adventitia. Было бы более правильно обе упомянутые эластические мембраны рассматривать в составе средней оболочки сосуда, несмотря на всю искусственность такого разделения. К этому имеются следующие основания:

1. Эластические элементы образуют единый скелет стенки сосуда, тесно связанный с его аккомодационным механизмом, сосредоточенным в средней оболочке. Внутренняя и наружная эластические мембраны являются одними из основных частей этого скелета.

2. Структура и расположение внутренней и наружной эластических мембран в принципе ничем не отличаются от других циркулярных эластических мембран, расположенных в толще средней оболочки.

3. В каждом случае связь мембран с эластическими элементами средней оболочки более прочная и непосредственная, чем с эластическими элементами внутренней и наружной оболочек.

Неудовлетворительным нам кажется также общепринятое выделение особой группы артерий «смешанного типа». Вследствие своей неопределенности это название ничего не говорит о структуре сосуда и, естественно, о его гемодинамической активности. Было бы поэтому более целесообразно употреблять вместо обозначения «смешанный тип» другие обозначения: мышечно-эластический или эластическо-мышечный тип артерии, в зависимости от преобладания соответствующих элементов в ее стенке. С другой стороны, в артериях мышечно-эластического типа, в их средней оболочке эластическое основание у различных животных выражено далеко не одинаково, что, несомненно, имеет прежде всего функциональное значение. Поэтому в сравнительной гистологии сосудов, для более четкой их дифференциации, артерии мышечно-эластического типа следовало бы подразделять в свою очередь на артерии с выраженным эластическим остовом и артерии без выраженного эластического остова. Предлагаемая нами схема классификации кровеносных сосудов не является законченной и требует дальнейшей разработки, принятое же в учебниках и руководствах группирование сосудов не может удовлетворить сравнительную гистологию. Вопрос о классификации артерий и вен позвоночных назрел, и его решение необходимо в интересах познания функциональной морфологии кровеносной системы. Это касается и пересмотра оценки некоторых описанных ранее в гистологии структур сосудов в свете данных новейших исследований (A. Kügelgen, 1956; S. Hirsch, 1955; K. Goerttler, 1953; E. Pichler, W. Lazarini, R. Filippi, 1953).

Перейдем, наконец, к рассмотрению тех морфологических особенностей, которые предоставила в наше распоряжение сравнительная гистология кровеносных сосудов исследованных птиц и млекопитающих. Как уже отмечалось выше, сосуды одной и той же анатомической области показывают существенные различия в строении не только у представителей различных классов позвоночных, но также у представителей одного класса и даже внутри более узких систематических групп. Различия эти касаются: а) соотношения толщины стенки сосудов и диаметра их просвета или, по нашему обозначению, мощности сосуда; б) степени развития (толщины) внутренней, средней и наружной оболочек в стенке сосуда; в) типа строения артерии и вены; г) соотношения и расположения мышечных и эластических элементов в средней оболочке артерии и вены; д) относительной мощности артерии и вены; е) развития клапанных механизмов в каналах вен и др. Чем же обусловлены эти различия?

Еще совсем недавно среди физиологов существовало представление о сосудах как о простой системе «трубопроводов», не принимающих прямого участия в продвижении крови (Арьев и Френкель, 1927; Богомолец, 1936, 1941, и др.). При таком понимании роли сосудов в кровообращении объяснить их морфологические различия невозможно. Однако теперь

окончательно доказано, что не только артерии, но также вены и капилляры представляют собой активное ложе. Идея С. П. Боткина об активной роли сосудов в кровообращении, высказанная им в конце прошлого столетия, нашла подтверждение в исследованиях многих ученых (Яновский, 1924; Валькер, 1923; Куршаков, 1923; Шор, 1925; Савицкий, 1936; Савич, 1951; Добровольская, 1951; Бердонгаров, 1956).

Если рассматривать кровеносную систему как сложный механизм, обеспечивающий тонкую регулировку циркулирующей живой среды в связи с конкретными потребностями организма, то станет понятным, что все структуры кровеносной системы определены условиями гемодинамики и служат ее целям. К таким структурам относятся не только характер ветвления сосудов с определенными углами отхождения ветвей от главных стволов, с образованием анастомозов, коллатеральных путей, сосудистых сетей и сплетений, но также гистоархитектоника стенки сосудов со всеми ее нюансами и иннервационными приборами. Последние, однако, более или менее полно изучены только в сосудах человека (Григорьева, 1954). Вполне понятно, что малейшие сдвиги в условиях кровообращения должны сказываться на структурах и наоборот. Этой взаимосвязью, по-видимому, определяются в основном границы нормы и патологии кровообращения.

Рассматривая гистологические препараты кровеносных сосудов птиц и млекопитающих, нельзя не заметить, что они существенно различаются между собой своей морфологией. Но и птицы отличаются от млекопитающих рядом физиологических особенностей. Энергия обмена у птиц выше, чем у млекопитающих. Бо́льшая частота сердцебиения, дыхания, более высокая температура тела у птиц говорят не только о нарастании общей активности, но одновременно — об ускоренной циркуляции крови, а значит, и об усилении механизмов, ее обеспечивающих. Вот почему артерии и вены птиц имеют стенки, относительно более толстые, нежели артерии и вены млекопитающих. Если к этому прибавить, что исследованные сосуды птиц построены в основном по мышечному типу и что основная масса их стенки представлена мышечной средней оболочкой, то станет еще более очевидной разница в мощности и активности сосудов птиц и млекопитающих. Следовательно, макро- и микроморфологические различия в сосудах птиц и млекопитающих связаны с неодинаковой энергией кровообращения и обмена вообще, с различной их подвижностью. Подобные различия, хотя и менее заметные, существуют и среди представителей каждого класса в отдельности (млекопитающих и птиц), что сказывается, безусловно, и на строении сердечно-сосудистой системы. Уже тот факт, что одни представители млекопитающих отличаются от других не только подвижностью, но и температурой тела, частотой сердцебиения и другими отправлениями, говорит в пользу такого утверждения. Соответственно этому и различия в строении кровеносных сосудов в ряду млекопитающих выступают менее резко, но они все же имеются. При этом различия в строении сосудов тем заметнее, чем большей физиологической активностью (и в данном случае подвижностью грудной конечности) отличаются животные.

Сопоставление данных, полученных в исследованном ряду животных, показывает, что у форм более подвижных (косуля, хорек, лисица, кошка, тушканчик) толщина стенки артерии составляет примерно $1/4$ диаметра ее просвета, артерия построена по мышечно-эластическому типу. Основная масса стенки артерии у них представлена мышечной средней оболочкой. Диаметр вены у этих животных в 14—16 раз больше толщины ее стенки, которая в свою очередь равна $1/2$—$1/3$ толщины стенки артерии. Напротив, у форм сравнительно менее подвижных приведенные показатели совсем иные. Так, у сурка и медведя толщина стенки артерии равна $1/6$, а у бобра и муфлона — $1/7$ диаметра просвета, заметно увеличено количество эластических элементов стенки артерии, а в артерии бобра эластические элементы явно преобладают над мышечными. Диаметр просвета вены в

20—25 раз больше толщины ее стенки, которая в 3—4 раза тоньше стенки артерии. У форм еще менее подвижных (овца, свинья) плечевая артерия имеет характерный эластический тип строения и почти лишена мышечных элементов. Другие исследованные млекопитающие (волк, собака-волк, енотовидная собака, обезьяны, морская свинка) занимают как бы промежуточное место между представителями первой и второй групп. Соотношение толщины стенки и диаметра просвета у них составляет в артерии 1 : 5, в вене — 1 : 17 (за исключением приматов[1]). Эластический тип строения плечевых сосудов у тюленя можно объяснить потерей его грудными конечностями активной опоры. О том, что при превращении в ласты конечности потеряли значительную долю активности, свидетельствует хотя бы факт наличия адаптивной редукции в ластах мышечной и костно-связочной систем.

Кроме того, хорошо выраженный эластический остов в венах тюленя при их относительно больших просветах обусловлен, надо полагать, явлением депонирования большого количества крови в венозной системе при плавании животного под водой. Известно, что как только тюлень уходит под воду, у него резко замедляется кровообращение, особенно в легочном кругу. В то же время окислительно-восстановительные процессы в тканях не угасают. Это приводит к накоплению в сосудах венозной крови, причем кислород в нее не поступает до возобновления нормального дыхания. Появление животного на поверхности воды сопровождается восстановлением дыхания и, естественно, вызывает усиленный приток депонированной венозной крови к сердцу. Наличие в стенке вен мощного эластического остова автоматически способствует быстрому перераспределению крови. В сосудистой системе ластоногих, как и других адаптивных групп млекопитающих, по-видимому, имеется также ряд других морфологических особенностей, изучение которых потребует дополнительных исследований. Бодримон (A. Baudrimont, 1955) детально исследовал микроскопическое строение сосудов легких и альвеолярного аппарата у Delphinus delphis. Он установил ряд структурных особенностей кровеносных сосудов дельфина, которые обусловлены функциональным состоянием сердечно-сосудистой системы и легких при плавании под водой.

Морфологические различия артерий и вен наблюдаются и при сопоставлениях в ряду исследованных птиц. У орлана и грача, как хороших летунов, плечевые сосуды имеют мышечный тип строения с очень мощной стенкой, $^3/_4$ толщины которой образуется за счет мышечной средней оболочки (рис. 7, 8). Диаметр вены не более чем в семь раз превосходит толщину ее стенки, тогда как у самых резвых млекопитающих их отношение составляло 1 : 16. У просянки и шилоклювки показатели мощности артерии и вены значительно меньше. Это заметно не только по уменьшению относительной толщины стенки сосудов, но также и по нарастанию количества эластических элементов (мышечно-эластический тип сосудов с выраженным остовом в средней оболочке).

Показатели мощности сосудов вполне согласуются с активностью крыла этих птиц как органа летания. Просянка обладает малой подвижностью, а шилоклювка, хотя и неплохо летает, но пользуется крыльями сравнительно редко, поскольку разыскивание пищи шилоклювкой связано с передвижениями на ногах.

В подтверждение правильности наших обоснований можно сослаться на весьма красноречивые факты особенностей строения сосудов у одо-

[1] У приматов толщина стенки плечевой вены составляет $^1/_{30}$—$^1/_{40}$ часть диаметра ее просвета, т. е. вены имеют меньшую мощность. Эта особенность приматов связана, по-видимому, с лазающим образом жизни, при котором грудные конечности используются в качестве подвесок. Вполне понятно, что при таком передвижении условия оттока венозной крови от грудных конечностей иные, чем у наземных четвероногих.

машненных птиц. У домашней утки, гуся и курицы плечевые кровеносные сосуды, хотя и отличаются от сосудов млекопитающих, все же значительно уступают по мощности сосудам диких птиц. Более того, просмотрев гистологическое строение плечевой артерии и вены у домашних гусей различных возрастов, мы убедились, что у самых молодых сосуды по всем показателям ничем не отличаются от сосудов диких птиц, и только с возрастом относительная мощность сосудов заметно изменяется (рис. 10,*б*). Таким образом, здесь как бы выступают явления рекапитуляции в онтогенезе признаков диких предков, угасающие затем в связи с иными условиями воспитания.

Нельзя не упомянуть еще и о том, что у птиц, потерявших способность к полету (пингвин, нанду), плечевая артерия и вена также имеют заметные особенности строения, говорящие о значительной потере их мощности, по сравнению с сосудами летающих птиц.

В отличие от млекопитающих, у всех исследованных птиц сосуды имеют слабо выраженные внутреннюю и наружную эластические мембраны. Это закономерно, так как основной функциональный элемент в сосудах птиц представлен не эластическим остовом, а весьма мощным мускульным слоем, составляющим основную массу стенки сосуда. Наличие в адвентиции артерий птиц большого количества интрамуральных сосудов и нервов указывает на интенсивную васкуляризацию и иннервацию стенок самих сосудов.

Отличительной особенностью вен птиц является бедность их пристеночными и устьевыми клапанами. Относительно венозных клапанов в литературе имеются указания как раз противоположного характера. В. Маршалль (1898) и Г. П. Дементьев (1940) приводят сведения о том, что клапаны внутри вен расположены у птиц на более близких и равномерных расстояниях, нежели в венах млекопитающих, чего мы не можем подтвердить своими наблюдениями (1953).

Изменения в клапанном аппарате вен птиц являются, по нашему мнению, также одним из отражений иных условий кровообращения. К повышенной энергии обмена у птиц сердечно-сосудистая система приспосабливается не только путем усиления деятельности сердца, увеличения числа его сокращений, но и путем увеличения мощности стенок сосудов (артерий и вен), активно участвующих в продвижении крови по всей системе. В связи с большой интенсивностью кровообращения и развитием стенок вен роль клапанов в венозном кровообращении должна уменьшаться, что мы и наблюдаем в действительности. Отсутствие клапанов в венах конечностей птиц не является единственным исключением. В венах крыла летучей мыши венозные клапаны также отсутствуют (Бердонгаров, 1956). Вены летучей мыши, как известно, способны активно пульсировать и в наличии клапанных механизмов, по-видимому, нужды не испытывают.

Таким образом, все приведенные выше данные говорят о том, что структура плечевых сосудов, их тип строения и мощность определяются активностью организма в целом, а также активностью (подвижностью) грудной конечности животного, т. е. органа, который они питают.

Чтобы показать, насколько эта закономерность является общей и, следовательно, применима к другим частям системы, можно обратиться к примерам из литературы. К. Б. Бердонгаров (1953) сообщает о различных типах строения аорты у собаки, коровы и овцы, связывая это с неодинаковой активностью работы сердца. В строении стенки общих сонных и бедренных артерий собак, по данным А. Д. Смирнова (1955), заметна разница в соотношении мышечных и эластических элементов, что автор объясняет неодинаковыми гемодинамическими условиями в этих сосудах. Н. Л. Каменская (1955) изучала особенности строения стенки почечных артерий и вен. Оказалось, что в артериях собаки и лошади средняя оболочка сильнее развита, чем в артериях человека, и при этом состоит в основном из мышечной ткани. Автор объясняет это нисходящим током крови в почечных артериях человека, оказывающим влияние на кровяное давление. Связь строения почечных сосудов с гемодинамическими условиями подтверждается еще и тем, что в почечной вене человека с восходящим током крови

мышечные элементы составляют основную массу стенки, тогда как у собаки и лошади в стенке почечной вены количественно преобладает соединительная ткань.

Положение, что венозные сосуды активно участвуют в продвижении крови и что условия оттока крови определяют норму и патологию кровообращения в не меньшей мере, чем условия притока, проверено теперь экспериментально и в клинике. Ф. И. Валькер (1928) в опытах на кроликах и собаках доказал, что искусственное сужение просвета отводящих сосудов почки и печени приводит к резкому изменению гистокартины органа даже через непродолжительное время. Ф. И. Валькер приводит случай из клиники, когда у мальчика наблюдалась заметная неравномерность роста правой и левой ноги без каких-либо отклонений от нормы, за исключением того, что v. saphena parva et v. epigastrica inferior были сильно расширены на увеличенной (левой) конечности. Диспропорция конечностей предположительно объяснялась более интенсивным оттоком крови от левой ноги. Для проверки предположения был поставлен опыт: у молодых кроликов через два месяца после перевязки v. illiaca externa соответствующая нижняя конечность стала на 2 *см* короче здоровой.

Строение стенок вен у человека очень различно в зависимости от механических и гидродинамических условий в различных областях тела (N. Pesonen, 1953). По мнению Франклина (цит. по N. Pesonen, 1953), вены в отдельных случаях показывают реактивность более сильную, чем артерии.

Изучением становления структур сосудов занимались и другие исследователи. Экспериментальные наблюдения С. И. Щелкунова (1930) подтверждают, что все изменения в строении коллатеральных путей происходят в результате изменения в них условий кровообращения. Грюнштейн (O. Grünstein, 1896) еще в конце прошлого столетия пришел к выводу, что все структурные образования в артерии зависят от отношения ее к соседним органам, а Шиле-Вигант (V. Schiele-Wiegandt, 1880), отметив различия в мощности сосудов мужчин и женщин, считала пол и возраст главными моментами, влияющими на толщину стенок и ширину просвета артерий. Шиле-Вигант объяснений отмеченным особенностям не представила; половые различия в сосудах, по-видимому, надо отнести за счет неодинаковой энергии обмена у мужчин и женщин. Несомненно, что в пожилом возрасте условия кровообращения иные, чем в молодом, и, естественно, с возрастом должны наблюдаться изменения и в строении сосудистого ложа. Исследования, проведенные в этом направлении, показывают, что изменения касаются в основном мощности сосудов и их калибра, а не типа строения (F. W. Beneke, 1881; Добровольский, 1902; Валькер, 1923; Савич, 1951; Вартанян, 1956; Коврижко, 1956; H. Mayersbach, 1956). То же мы можем подтвердить на примере плечевых сосудов домашнего гуся. С возрастом мощность сосудов уменьшается при сохранении типа строения. По данным Бондани (L. Bondani, 1953), в процессе раннего онтогенеза может существенно изменяться и топография магистралей, а Ф. И. Валькер (1923) считает изменения сосудов в пожилом возрасте главной причиной ухудшения коллатерального кровообращения. Регуляторные приспособления кровообращения происходят с возрастом и в присердечных сосудах. Линоли (O. Linoli, 1953) изучал в возрастном аспекте гладкую мускулатуру луковицы аорты и начального отдела легочной артерии человека и нашел, что количество мышечных волокон в возрасте 2 мес незначительно, затем увеличивается, достигая максимума между 26—33 годами, в старости их количество становится минимальным. Причины возрастных изменений морфологии сосудов остаются не изученными. Надо полагать, что в онтогенезе на формирование сосудов оказывает влияние физическая активность индивидуума, равно как в сравнительно-анатомическом ряду строение кровеносных сосудов зависит от образа жизни животного. Во всяком случае на морфо-функциональное состояние сосудов должен влиять род занятий человека или, говоря проще, его физическая активность. В какой-то мере этому подчинено состояние сосудов всех аппаратов.

Сказанное выше достаточно хорошо иллюстрирует тот факт, что отмеченные нами структурные особенности в плечевых сосудах млекопитающих и птиц и их зависимость от условий кровообращения не являются частной закономерностью, свойственной только сосудам данной области, — они представляют часть общей закономерности в той мере, в какой эта часть может говорить о целом.

В поисках других подтверждений этих выводов мы произвели вычисление относительного веса сердца у некоторых млекопитающих и птиц, а также использовали аналогичные литературные данные по другим животным и птицам. Оказалось, что сердце, как и кровеносные сосуды, столь же четко реагирует на условия гемодинамики. Его мощность (в данном случае вес сердца по отношению к весу тела) показывает прямую зависимость от общей активности животного. Если у свиньи относительный вес сердца составляет 0,3% к весу тела, у быка — 0,4% (Ellenberger-Baum, 1943) и у овцы — 0,46—0,5% (W. Angst, 1928), то у собаки это число возрастает до 1,4%. Даже внутри одного вида животных, но среди представи-

телей различных пород, отличающихся прежде всего резвостью, относительный вес сердца подвержен большим колебаниям. У лошадей шаговых пород, например, вес сердца по отношению к весу тела составляет 0,6%, а у пород рысистых и скаковых — 1,04%.

Аналогичная картина наблюдается и у птиц. У домашнего гуся (Благодатская, 1956) и курицы (H. Bittner, 1924) относительный вес сердца равен в среднем 0,6%, тогда как у куропатки и аиста (O. Bollinger, 1893) он равен 1%, у голубя — 1,1—1,2%, у баклана — 1,5%, а у певчего дрозда — 2,5%.

Рассматривая кровеносные сосуды исследованных млекопитающих и птиц, мы видели, что у представителей внутриродственных групп (грызунов, хищных, копытных и др.) если и отмечается сходство в строении сосудов, то оно скорее касается общего типа их строения, нежели функционального состояния. Следовательно, развитие кровеносной системы и ее функциональное состояние определяются не столько признаками сродства и значит — места в системе животных, сколько степенью физиологической активности животного. Если это в какой-то мере было известно в отношении сердца, то теперь мы можем сказать, что в равной мере это касается и сосудистой периферии.

Макро- и микроморфология сердечно-сосудистой системы показывает наличие среди позвоночных большого числа тех отличительных особенностей в строении ее элементов, которые связаны с функциональной спецификой отдельных систем и физиологическими особенностями организма в целом.

Дальнейшее изучение этих структур, особенно в сравнительно-гистологическом аспекте, должно помочь в решении вопросов становления и отправлений сердечно-сосудистой системы, а также вопросов нормы и патологии кровообращения.

ЛИТЕРАТУРА

Алксне К. О., 1910. Исследование о развитии артерий передней конечности у млекопитающих, Журн. научн. и практич. вет. и мед. Юрьевского вет. ин-та, т. IV, вып. 1.

Арьев М. Я. и Френкель Г. Л., 1927. Экспериментальные исследования по вопросу об активном участии сосудов в продвижении крови («периферическое сердце»), Ленингр. мед. журн., 10.

Бердонгаров К. Б., 1953. Материалы по биоморфологии сосудов внутреннего и наружного кругов кровообращения, Тр. Алма-Атинск. зоовет. ин-та, т. VII.— 1956. Наблюдения над пульсацией сосудов у некоторых млекопитающих, Тр. Алма-Атинск. зоовет. ин-та, т. IX.

Благодатская Г. И., 1956. Материалы по росту и развитию домашних гусей, Дисс., Киев.

Богомолец А. А., 1936. Про деякі спірні питання гемодинаміки. Выступление на открытии конф. по пробл. недостаточности кровообращения, Киев.— 1941. О происхождении и физиологическом значении давления крови в сосудах, Сб. тр., посв. 50-летию научн. пед. деятельности В. В. Воронина, Тбилиси.

Валькер Ф. И., 1923. Возрастные изменения формы сосудов и анатомические особенности сосудов, способствующие поражению их, XV съезд росс. хирургов. Петроград.— 1928. О значении взаимоотношения размеров приводящих и отводящих сосудов для жизнедеятельности органов, Вестн. хирургии и пограничн. обл., Л.

Вартанян Л. В., 1956. Строение стенки легочной артерии, Архив анат., гистол. и эмбриол., т. XXXIII, вып. 3.

Григорьева Т. А., 1954. Иннервация кровеносных сосудов, Медгиз, М.

Дементьев Г. П., 1940. Руководство по зоологии, т. VI, Птицы, М.-Л.

Добровольская Е. А., 1951. Строение средней оболочки венечных артерий сердца человека, Уч. зап. 2-го Моск. мед. ин-та, т. II.

Добровольский Н. В., 1902. Об изменениях артерий у детей по возрастам, СПб.

Заварзин А. А., Щелкунов С. И., 1954. Руководство по гистологии, Медгиз, Л.

Иоффе И. Л., 1952. Простой способ наружного определения внутренних размеров кровеносных сосудов. Врачебн. дело, № 4.

Каменская Н. Л., 1955. Некоторые особенности строения стенки почечных артерий и вен, ДАН СССР, т. 100, № 5.

Коврижко Н. М., 1956. Микроскопическое исследование строения внутрипочечных сосудов человека в возрастном аспекте, Архив. анат., гистол. и эмбриол., т. XXXIII, вып. 3.
Куршаков Н. А., 1923. О периферическом артериальном сердце, XV съезд росс. хирургов, Петроград.
Мажуга П. М., 1953. Кровоснабжение коленного сустава в свете его строения и функции, Дисс., Киев.
Маршалль В., 1898. Строение тела птиц, СПб.
Савицкий Н. Н., 1936. Механизмы венозного кровообращения, Физиол. журн. СССР, т. XXI, вып. 3, Л.
Савич Г. А., 1951. Макро-микроскопическое исследование стенки крупных артериальных стволов конечностей человека, Уч. зап. 2-го Моск. мед. ин-та, т. II.
Смирнов А. Д., 1955. Строение стенки общих сонных и бедренных артерий собак, ДАН СССР, т. 103, № 4.
Шор Г. В., 1925. К функциональной анатомии сердечно-сосудистой системы, Вр. газета, № 12.
Щелкунов С. И., 1930. Об изменении структуры артерий в эксперименте. Тр. IV Всесоюзн. съезда зоол., анат. и гистол., Киев.
Яновский М. В., 1924. Klinische Beiträge zur Lehre über das periphere arterielle Herz. Zschr. für klin. Med., Bd. 98, H. 1—4.
Angst W., 1928. Herz des Schafes, Morph. Jb., 59.
Baudrimont A., 1955. Structure des veines pulmonaires ei circulation fonctionelle du poumon du dauphin commun, Delphinus delphis L., Bull. de Microscopie appliquée, 2e Serie t. 5, No 5 et 6, Paris.
Beneke F. W., 1878. Die anatomischen Grundlagen der Constitutionsanomalien des Menschen, Marburg.— 1881. Bemekrungen zu der Abhandlung von Valerie Schiele-Wiegandt aus Zürich «Ueber Wanddicke und Umfang der Arterien des menschlichen Körpers», Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. u. für klin. Med. Herausgeg. von R. Virchow, Bd. 83, Berlin.
Bittner H., 1924. Sektion des Hausgeflügels, Berl. tierärztl. Wschr.
Bollinger O., 1893. Grösse des Herzens bei Vögeln, Münch. med. Wschr., 1.
Bondani L., 1953. Osservazioni anatomoradiografiche sulle arterie dell'arto inferiore durante la vita fetale, Ann. radiol. diagnost., 25, No. 6.
Ellenberg-Baum, 1943. Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere, Berlin.
Goerttler K., 1953. Die funktionelle Bedeutung des Baues der Gefäßwand, Dtsch., Zschr. Nervenheilkunde, 170, Nr. 6.
Grünstein O., 1896. Uber den Bau der grösseren menschlichen Arterien in verschiedenen Altersstufen, Arch. f. microscop. Anat. u. Entwicklungsgesch., B. 47, Bonn.
Hirsch S., 1955. Über die morphologischen Merkmale der Vasoconstriction beim Menschen; zugleich ein Beitrag zum Problem der Funktion der glatten Muskelfaser, Acta med. scand., 152. Nr. 5.— 1955a. Das Stukturbild der Arterienwand unter lebensnahen Präparationsbedingungen und seine physiologische und pathologische Bedeutung, Experientia, vol. 11, Fasc. 9.
Kügelgen A., 1956. Weitere Mitteilungen über den Wandbau der grossen Wenen des Menschen unter besonderer Berücksichtigung ihrer Kollagenstrukturen. Zsch. Zellforschung und mikroskop. Ant., Bd. 44, H. 2, Berlin-Göttingen-Heidelberg.
Linoli O., 1953. Morphologia normale del tessuto muscolare liscio della tonaca media dell' aorta e dell' arteria pulmonare, Contributo allo studio die dispositivi regoaltori del flusso, sanguigno, Boll. Soc. ital. biol. sperim., 29, № 6.
Mayersbach H., 1956. Der Wandbau der Gefäßübergangsstrecken zwischen Arterien rein elastischen und rein muskulösen Typs, Anat. Anz., Bd. 102, Hft. 18/21.
Pesonen N., 1953. The mircoscopic structure of the weins funktionally considered, Ann. Acad. scientiar. Fenn., ser. A., vol. 38, Helsinki.
Pichler E., Lazarini W., Filippi R., 1953. Über schaubenförmige Struktur von Arterien. II Mitteilung: Pharmakologische Strukturanalyse von Hirnarterien, Naunyn-Schmiedeberg's Arch. exptl. Pathol. u. Pharmakol., 219, Nr. 5.
Schiele-Wiegandt V., 1880. Ueber die Wanddicke und Umfang der Arterien des menschlichen Körpers, Virchow's Archiv, Bd. 82, Hft. 1.
Schwalbe E., 1895. Zur vergleichenden Anatomie der Unterarmarterien, Morph. Jb. Bd. 23.
Vriese B., 1902. Ueber die Entwicklung der Extremitätenarterien bei den Säugethieren, Verh. Anat. Geselsch., 16.
Zuckerkandl E., 1894—1895. Zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Arterien des Vorderarmes, An. H. Bd. IV, T. I—II.

SOME MORPHO-FUNCTIONAL PECULIARITIES OF BLOOD VESSELS IN MAMMALS AND BIRDS

P. M. MAZHUGA

Section of Comparative Morphology, Institute of Zoology, Academy of Sciences of the Ukrainian SSR (Kiev)

Summary

The investigation of macro- and micromorphology of brachial arteria and vein was carried out on 19 Mammals and 9 Birds belonging to different taxonomic groups and differing in their mode of life. The structure of muscular elastic stroma of the vessels was studied on preparations, at the same time the following ratios were taken into account: a) ratio of the thickness of the arteria or vein walls to the diameter of the lumen; b) of the thickness of the arteria walls to that of the vein; c) the thickness of the arteria membranes to each other.

The results of investigation show the blood vessels of one and the same anatomic region in different representatives to have significant structural peculiarities determined by the conditions of haemodynamics and physiological activity of the animal.

Blood vessels of Birds are of relatively greater «power» than those in Mammals due to the increased metabolic energy of the former. Their vessels are of muscular type. These characters are well expressed in good fliers (sea eagle, rook). In Birds which have lost the ability to flight or in domesticated ones the «power» of the blood vessels decreases. Of Mammals, in mobile forms (roe fox, ferret, cat, jerboa, monkeys) the artery is of muscular elastic type. In less mobile forms (beaver, marmot, bear, sheep, pig) the vessels show the less «power». The ratio of the weight of the heart to that of the body shows also direct correlation to the activity of the animal.

Morpho-functional condition of the circulatory system is determined by the degree of physiological activity rather than by the characters of relationship, i. e. by the position in the animal system.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1958, том XXXVII, вып. 6

ЧИСЛЕННОСТЬ И РАЗМНОЖЕНИЕ ХИЩНЫХ ПТИЦ И ЛИСИЦЫ В СВЯЗИ С ЧИСЛЕННОСТЬЮ ГРЫЗУНОВ В ЮЖНОЙ ТУРКМЕНИИ

А. К. РУСТАМОВ, А. Н. СУХИНИН, Е. И. ЩЕРБИНА

Кафедра зоологии Туркменского сельскохозяйственного института (Ашхабад) и Бадхызский государственный заповедник

ВВЕДЕНИЕ

Вопрос о естественном регулировании численности животных, о периодических и непериодических колебаниях численности популяций представляет собой одну из наиболее актуальных в практическом и важных в теоретическом отношении проблем экологии. Сводка Лека (D. Lack, 1954) указывает, как много еще нужно сделать в этой области и прежде всего — в отношении систематического сбора фактов. В нашей литературе конкретных сведений по интересующему нас вопросу об экологических взаимоотношениях хищных птиц и грызунов немного (Формозов, 1934; Дунаева и Кучерук, 1941; Осмоловская, 1948, 1949; Дементьев, 1953; Рустамов, 1957).

В настоящей статье мы касаемся частного вопроса — численности и негнездования мышеядов в год депрессии численности мышевидных грызунов. В этом отношении 1956 г. был крайне интересным: низкая численность грызунов, разумеется со специфическими для разных видов особенностями, наблюдалась на больших территориях. Для сравнительного анализа использованы наши наблюдения и за 1955 г., когда численность грызунов у отдельных видов была довольно высокой. В связи с этим картина распределения, численности и размножения хищных птиц в 1955 г. была резко отличной от таковой в 1956 г. Кроме этих материалов, в статье приведены некоторые данные по лисице за 1955 и 1956 гг., на размножение которой, как известно, влияет состояние численности грызунов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор фактического материала для настоящего исследования производился маршрутно-экспедиционным и стационарным путями. Учет грызунов проводился методом ловушко-линий, а на маршрутах — упрощенными способами (общая глазомерная оценка; подсчет зверьков за определенное время и т. д.), применяемыми в обычных фаунистических исследованиях. При переездах на автомашине хищные птицы учитывались маршрутным методом, а во время пеших экскурсий — методом постоянной регистрации встреченных особей. На стационарном пункте подсчитывалось число гнездящихся пар и гнезд. Площадь участка у Акар-Чешме, на котором производился учет хищных птиц и сов, составляла примерно около 10—12 *км*². Даты учета: в 1955 г. — 14, 27, 31 мая, 1, 2, 4, 6, 8, 16 и 18 июня; в 1956 г. — 9, 10, 13, 16 мая, 1, 3, 4, 5, 10 и 13 июня. Продолжительность каждой экскурсии у Акар-Чешме была в среднем 9 час. Результаты учета, полученные от регистраций на маршрутах, приведены по числу встреч вида за все рабочие дни экспедиции: в 1955 г. число встреч дается по итогам за 26 рабочих дней, а в 1956 г. — за 24 дня.

В тех случаях, где даны сведения и по питанию, они приводятся в процентах встреч от общего числа данных. Уровень репродуктивного цикла у изученных видов птиц выяснялся общеизвестными в орнитологии методами, а в отношении лисицы — путем регистрации жилых нор с выводками.

ЧИСЛЕННОСТЬ ГРЫЗУНОВ

Установлено, что из грызунов, встречающихся в Туркмении, для хищных птиц в кормовом отношении имеют значение в первую очередь большая, полуденная и краснохвостая песчанки, затем — тонкопалый суслик, а в Бадхызе и Карабиле — еще и афганская полевка. В годы с высокой численностью серьезную роль может играть и домовая мышь, как это наблюдалось в Бадхызе весной 1955 г. Другие грызуны имеют в этом отношении ограниченное значение.

Глубокая депрессия численности мышевидных грызунов, выявленная нами в Южной Туркмении весной 1956 г., в различных районах наблюдалась в разное время. В Бадхызе, в частности в западных его участках (Акар-Чешме), до июня 1955 г. мышевидные грызуны, в первую очередь, афганская полевка и домовая мышь, были обычными и многочисленными. Примерно такая же картина к середине лета 1955 г. наблюдалась на равнине между Меана и Чаача, в области Кушки — Кашана, в Карабиле. Падение численности мышевидных грызунов в резкой форме выявилось к осени 1955 г. Так, в сентябре численность мышевидных грызунов у Акар-Чешме, по сравнению с июнем, сократилась почти в восемь раз. Падеж афганских полевок отмечался и несколько раньше—в мае 1955 г. в долине Кушки, в первой половине июня — у Акар-Чешме. В окрестностях Репетека (Юго-Восточные Кара-Кумы) снижение численности грызунов, в частности, большой и полуденной песчанок, по материалам Репетекской станции (Е. А. Клюшкин), началось с весны 1954 г. Интересно отметить, что резкое сокращение численности песчанок к весне 1954 г. отмечалось и в Западной Туркмении. Установлено, например, что к этому времени в состоянии глубокой депрессии была численность краснохвостых песчанок (Фенюк, Радченко, Жерновов, 1954).

Широко известно, что большая песчанка — обычный и многочисленный вид в фауне Кара-Кумов. Но весной 1956 г. в районе Репетека этот грызун был крайне редким. Так, во время экскурсий (восемь экскурсий, продолжительность каждой 6—10 час.) в разные биотопы, в том числе и в черные саксаульники, где большая песчанка является обычно ландшафтным животным, мы местами проходили по почти сплошным поселениям вида, но все колонии были необитаемы. Численность полуденной песчанки весной 1956 г. была низкой, лишь несколько выше, чем у большой песчанки.

В кустарниковой пустыне краснохвостая песчанка является редким видом, на участке же с плотными почвами (предгорные районы, речные долины, культурные земли) она обычна. Судя по нашим наблюдениям, проведенным в предгорных районах Копет-Дага, и по полученным устным сведениям, относящимся к Юго-Западной Туркмении, численность краснохвостой песчанки в этих местностях к весне 1956 г. была ничтожной. Повидимому, глубокая депрессия, наступившая весной 1954 г., на том или ином уровне продолжалась до 1956 г.

За последние 5—6 лет первое значительное понижение численности мышевидных грызунов в Бадхызе имело место весной и летом 1951 г. Падение численности зверьков происходило тогда по всей территории. После резкого снижения в 1951 г. наступил период, в течение которого численность зверьков, в частности афганской полевки и домовой мыши, постепенно возрастала; наибольшей плотности она достигла к середине 1955 г.[1]. В состояние новой депрессии численность мышевидных грызунов, как уже было сказано, пришла ко второй половине лета и к осени 1955 г.

[1] Предыдущий пик численности грызунов в Бадхызе отмечался в 1950 г.

Состояние численности мышевидных грызунов в Бадхызе в интересующие нас годы иллюстрируют следующие данные: на одних и тех же степеподобных участках у Акар-Чешме в марте-апреле 1955 г. на 100 ловушко-суток приходилось до 45,05 особей, а в феврале — мае 1956 г. — до 1,5 особи. Изменение численности отдельных видов показано в табл. 1.

Таким образом, в 1956 г. численность мышевидных грызунов была очень низкой. Судя по нашим материалам, депрессия численности грызунов носила более глубокий характер на западе Бадхыза, чем в местностях, расположенных в долине Кушки. В Теджено-Мургабском (Бадхыз) и Кушко-Кашанском междуречьях, а также в Карабиле в 1955 г. обширные участки были буквально изрыты норами афганской полевки, однако наиболее высокую численность зверек имел в Бадхызе и, в особенности, в области Кушко-Кашана[2]. Численность большой и краснохвостой песчанок в 1955 г., по сравнению с 1956 г., в Бадхызе, несомненно, была выше, но и в 1955 г. городки большой песчанки в Бадхызе, в частности в его западной части, были заселены слабо. Обычной большую песчанку в 1955 г. можно было считать в Карабиле. Домовых мышей в Юго-Восточной Туркмении в 1955 г. было много, они встречались как в постройках человека, так и в диком состоянии. В Копет-Даге (от Чули до Сарымсаклы) мышевидные грызуны и следы их деятельности в мае 1956 г. почти не обнаружены. Только при подъеме на хребет Душак найдены небольшие участки, изрытые полевками, по-видимому, снежными. В подгорной полосе городки большой песчанки в массе своей были безжизненными. Численность тонкопалого суслика в 1955 и в 1956 гг. была примерно в «норме».

Таблица 1

Численность мышевидных грызунов у Акар-Чешме
(на 100 ловушко-суток)

Виды	III—IV 1955	II—V 1956
	Число грызунов	
Афганская полевка	37,6	1,0
Домовая мышь	6,3	0,04
Серый хомячок	0,7	0,2
Краснохвостая песчанка	0,17	0

Трудно сказать, какие причины обусловили резкое сокращение численности мышевидных грызунов. Они, конечно, разнообразны, но в Бадхызе и Карабиле первостепенное значение, по всей вероятности, имели эпизоотии, так как гибель зверьков в этих местностях происходила в очень сжатые сроки. Возможно, известную роль сыграли и неблагоприятные кормовые условия. Весной 1955 г. травы было меньше, чем обычно. По словам ботаника Е. А. Клюшкина, примерно около 20 видов однолетников весной 1955 г. в Бадхызе совершенно не появились. В отдельных местах, например, в горах у Кашана, на сокращение численности афганской полевки некоторое влияние оказали ливневые дожди (Рустамов и Ишадов, 1956).

ЧИСЛЕННОСТЬ И РАЗМНОЖЕНИЕ ХИЩНЫХ ПТИЦ И ЛИСИЦ

Филин (Bubo bubo omissus). Известно, в частности, и на материале из Туркмении (Дементьев, Карташев, Солдатова, 1953; наши материалы по Бадхызу), что в питании филина грызуны занимают большое место Значение птиц, пресмыкающихся, паукообразных и некоторых других групп животных в кормовом режиме филина второстепенное. Поэтому не случайно, что в год депрессии численности грызунов — в 1956 г.— филина на всем пространстве от Копет-Дага до Бадхыза и Юго-Восточных Кара-Кумов за 24 дня полевых работ удалось встретить только один раз: 14 июня в Кызыл-Джаре. В 1955 г. филин за 26 рабочих дней в мае-июне отмечен семь раз. В 1956 г. гнездование его не установлено.

[2] Приведенные сведения, касающиеся высокой численности афганской полевки, представляют интерес не только в связи с исследуемым нами вопросом, но и в связи с тем, что подобных наблюдений до сих пор не было.

Характерно, что в 1956 г., по сравнению с 1955 г., в питании филина сократилось значение млекопитающих, в частности грызунов, и резко возросла роль птиц и пресмыкающихся, что видно из табл. 2.

Ушастая сова (Asio otus otus) гнездится не ежегодно, что находится в тесной связи с состоянием численности мышевидных грызунов. Так, в Бадхызе при изучении материалов за 1951—1956 гг. размножение сов установлено только в 1955 г., когда, как уже отмечалось неоднократно, численность мышевидных грызунов, за исключением песчанок, находилась на высоком уровне. В двух гнездах, найденных 23 и 26 марта 1955 г. у Акар-Чешме (ущелье Зекли), было по шесть яиц. Судя по погадкам, собранным у этих гнезд, совы кормились почти исключительно афганскими полевками, в меньшей мере — домовыми мышами и серыми хомячками. В 1956 г., при депрессии численности грызунов в гнездовое время ушастая сова там вовсе не встречена.

Таблица 2

Значение млекопитающих и птиц в питании филина в долине Кушки в 1955—1956 гг.
(в % от общего числа данных)

Позвоночные	1955 г.	1956 г.
Млекопитающие	100,0	82,6
Грызуны	85,9	69,5
Птицы	2,9	39,14
Пресмыкающиеся	0,7	13,04

Домовой сыч (Athene noctua bactriana). Численность сыча в Южной Туркмении в 1956 г., по сравнению с 1955 г., можно считать заметно пониженной. В 1955 г. размножение домового сыча протекало нормально, выводки его наблюдались неоднократно. В 1956 г. сыч размножался слабо. Так, с 28 мая по 14 июня у Акар-Чешме не было встречено ни одного выводка, тогда как в 1955 г. они там были обычными. В 1956 г. найден только один выводок сыча — самка с двумя молодыми — 12 июня между Меана и Чаача. Еще один выводок в 1956 г. найден 4 июля: четырех хорошо летающих молодых при двух взрослых мы заметили в долине Кушки, севернее Чемен-и-Бида. Эти факты хорошо согласуются с состоянием численности мышевидных грызунов в 1956 г. в различных частях Бадхыза (см. выше). Характерно и то, что в 1955 г. без особых усилий было собрано большое количество погадок сыча, а в 1956 г. они попадались довольно редко.

Туркестанский балобан (Falco cherrug coasti). В его кормовом режиме грызуны занимают большое место, в частности в гнездовое время. Из 49 погадок, собранных в июле 1954 г. на Ер-Ойлан-Дузе, с остатками грызунов было 33. Из 22 погадок, собранных у гнезда балобана в Кизыл-Джаре 13 июня 1955 г., остатки грызунов содержали 14. Все четыре погадки, взятые у столба, на котором сидел балобан (7 июня 1955 г. в Карабиле), содержали остатки грызунов. У двух птенцов из Кизыл-Джара (13 июня 1955 г.) в желудках находилось по одной афганской полевке, а у взрослого балобана (11 июня 1955 г.)—две афганские полевки и лапа песчанки. Среди кормовых остатков в гнезде обнаружена еще половина тонкопалого суслика. Одним из постоянных мест обитания балобана в Бадхызе является Кизыл Джар. 11 июня 1955 г. здесь добыт самец балобана, кроме того, встречены пара и одиночная птица. 13 июня 1955 г. там же найдено гнездо с тремя разновозрастными птенцами. 14 июня 1956 г. мы прошли через весь Кизыл-Джар, но балобанов там не встретили. За 26 дней в 1955 г. наблюдалось девять птиц (Кизыл-Джар, Карабиль, участок между Тахта-Базаром и Чемен-и-Бидом). В 1956 г. балобаны нами не встречены не только в Бадхызе, но и в Копет-Даге. Приведенные факты, на наш взгляд, показательны и свидетельствуют о том, что низкая численность грызунов сказалась в какой-то мере и на балобане, хотя он и не является специализированным миофагом.

Обыкновенная и степная пустельга (Falco tinnunculus tinnunculus и Falco naumanni). Из двух видов пустельги в большей мере

мышеядом является обыкновенная пустельга. Роль грызунов в питании обыкновенной пустельги в особенности повышается в годы с высокой численностью зверьков. Например, в 1955 г. в Бадхызе у обыкновенной пустельги в гнездовой период частота встречаемости мышевидных грызунов составляла 90,9%. При малой численности грызунов обыкновенная пустельга переключается на другие корма. Так, в 1952 г. (первое время после депрессии 1951 г.) частота встречаемости насекомых в питании обыкновенной пустельги в Бадхызе доходила до 75%. В кормовом режиме степной пустельги грызуны также занимают видное место и во всяком случае значение их выше, чем это принято считать. Численность степной пустельги в Юго-Восточной Туркмении меньше, чем обыкновенной пустельги, но местами наблюдается и обратная картина. Оба вида вместе взятые по численности стоят на одном из первых мест среди хищных птиц. Численность пустельги в 1955 г., несомненно, была выше, чем в 1956 г. Гнездование обыкновенной и степной пустельги в обследованных нами местах в 1956 г. не установлено. В Копет-Даге, как и в Юго-Восточной Туркмении, попадались только одиночные особи. У самца степной пустельги, добытого 17 июня 1956 г. в районе Таш-Кепри на Мургабе, желудок был пустой, семенники в покое. В 1956 г. пустельги если и гнездились, то во всяком случае в значительно меньшем количестве, чем в 1955 г. Приведенные наблюдения не лишены общего интереса. Они показывают, что и у этих соколов, в связи с «неурожаем» грызунов, отмечаются колебания численности, что до сих пор не было установлено даже в отношении обыкновенной пустельги (Дементьев, 1951, стр. 149), в пищевом режиме которой грызуны занимают больше места, чем у степной пустельги.

Черный коршун (Milvus korschun korschun). До сих пор «...у коршуна, как и у других полифагов, периодических колебаний численности не установлено» (Дементьев, 1951, стр. 223). Наши данные, приводимые ниже, совершенно ясно показывают, что в связи с состоянием численности мышевидных грызунов численность коршуна по годам колеблется. Уровень репродуктивного цикла коршуна также находится в прямой зависимости от обилия этих зверьков. По нашим материалам, в 1955 г. численность коршуна в Юго-Восточной Туркмении была очень высокой — самой высокой среди всех хищных птиц и сов. За 26 дней полевых работ мы зарегистрировали 556 коршунов, в то время как в 1956 г. за 24 дня (в Репетеке, Копет-Даге, Бадхызе, на Мургабе) было встречено всего 35 особей этого вида. Особенно многочисленными в 1955 г. коршуны были в междуречье Кушки — Кашана (более 350 птиц из 556) [3]. В 1956 г. численность коршуна, который в Кара-Кумах обычен, была ничтожной: в мае за восемь экскурсий у Репетека отмечен только один коршун. Малочисленны были коршуны в первой декаде 1956 г. и в Копет-Даге: за 8 дней работы мы видели не более пяти коршунов. Из 35 коршунов, зарегистрированных в 1956 г., 21 встреча приходилась на Мургаб, где численность вида, хотя и была довольно умеренной, но все же заметно выше, чем в Копет-Даге и Бадхызе. Вероятно, это объясняется тем, что на Мургабе для коршунов были несколько более благоприятные кормовые условия — птицы кормились в основном рыбой.

Размножение коршуна в «неурожайный» по мышевидным грызунам 1956 г. протекало на очень низком уровне (табл. 3).

В 1955 г. в питании коршуна мышевидные грызуны играли важную роль. По данным, относящимся к Бадхызу, в гнездовой период грызуны в питании коршуна составляли 63,3% встречаемости. В основном коршуны кормились афганскими полевками, затем — песчанками и домовыми мышами. Погадок за 1956 г. у нас нет. Некоторые отрывочные данные за

---

[3] В общее число (556) мы включили подсчеты только за 1 июня, так как полагали, что птицы, появившиеся 2 июня, были теми же самыми коршунами.

1956 г. таковы: два раза видели, как коршун в Бадхызе подбирал и уносил в гнездо убитых змей (кобра, гюрза); в одном случае в желудке у добытого коршуна найдены перья каких-то птенцов.

Курганник (Buteo rufinus rufinus). Как и следовало ожидать, отсутствие мышевидных грызунов в 1956 г. резко отразилось на численности и на размножении курганника. В Репетеке, Бадхызе и на Мургабе за 24 дня полевых работ курганник встречен только семь раз: двух птиц видели между Чаача и Серахс, двух — в Бадхызе между Акар-Чешме и колодцем Анна-Мамед, двух — в пустыне на Мургабе и одну птицу — по дороге от Мары на Серахс. В 1955 г. за 26 дней зарегистрировано 156 курганников. В мае-июне 1956 г. в среднем на одну экскурсию у Акар-Чешме приходилось 0,3 курганника, а в 1955 г. в эти месяцы там же — 0,8 птицы. В 1956 г. произошло сокращение гнездящихся пар и уменьшение числа яиц и птенцов у курганника (табл. 3). В 1955 г. грызуны в погадках из Бадхыза по частоте встречаемости составляли 83,0%. В 1956 г. погадки не найдены. В общей форме известно, что у курганника имеются колебания численности, но, как отмечено в новейшей сводке по фауне Советского Союза, они, в сущности, не изучены (Дементьев, 1951, стр. 320). Приведенные материалы в известной мере восполняют этот пробел.

Таблица 3

*Размножение черного коршуна и курганника у Акар-Чешме в 1955—1956 гг. **

Виды	Число гнездящихся пар			1955 г.			1956 г.		
	1955 г.	1956 г.		Число					
		абс.	в % к 1955 г.	гнезд	яиц	птенцов	гнезд	яиц	птенцов
Коршун	21	3	14,3	11	2—4 (3,3)	2,4	5	1—2 (1,8)	(1,2)
Курганник	4	1	25	5	4—4 (4)	(3,5)	1	2 (2)	(2)

* В скобках приведены средние показатели.

Туркестанский тювик (Accipiter badius cenchroides), стервятник (Neophron percnopterus percnopterus), черный гриф (Aegypius monachus monachus), змееяд (Circaëtus ferox heptneri). У этих видов размножение в 1956 г. протекало нормально. Это и понятно, так как гриф и стервятник — падальники, змееяд — герпетофаг, а тювик, хотя и полифаг, но больше питается пресмыкающимися, насекомыми и птицами, чем мелкими грызунами. В тугаях на Мургабе тювик был обычен и размножался: птицы неоднократно встречались в парах, а у добытых экземпляров половые железы были сильно развитыми. Число гнездящихся пар у немышеядов в 1955 и 1956 гг. было одинаковым, а у змееяда оно в 1956 г. даже повысилось (табл. 4).

Таблица 4

Число гнездящихся пар у не миофагов в районе Акар-Чешме в 1955—1956 гг.

Виды	Число пар		
	1955 г.	1956 г.	
		абс.	в % к 1955 г.
Стервятник	2	2	100,0
Черный гриф	1	1	100,0
Змееяд	3	4	133,0

Обыкновенный ворон (Corvus corax corax). Низкая численность грызунов в 1956 г. повлияла и на размножение обыкновенного ворона. В 1953, 1954, 1955 гг. у Чай-Нури в Бадхызе в гнездах у воронов на тригонометрической вышке было по четыре-пять птенцов, в 1956 г. — по три птенца. В 1955 г. на Монахе у Акар-Чешме было найдено гнездо воро-

на; в конце второй декады мая в этом гнезде было пять птенцов. В дальнейшем гнездо было разорено, и один из птенцов содержался в неволе; в день птенец получал до 15—20 домовых мышей. В 1956 г. гнезд воронов на Монахе не было обнаружено и они вообще были у Акар-Чешме крайне редки. В 1955 г. грызуны составляли основное питание ворона: из 64 погадок в 55 были остатки грызунов. В 1955 г. в Бадхызе мы нашли три гнезда обыкновенного ворона, в 1956 г. найдено только одно — у Чай-Нури.

Лисица (Vulpes vulpes). Темпы размножения лисицы в связи с условиям питания (состоянием численности грызунов) в Туркмении, в сущности, еще не изучены. В общей форме указывалось, что в годы с низкой численностью грызунов заготовка лисицы в Туркмении соответственно бывает меньше (Рустамов, 1955). В 1955 г. размножение лисицы протекало нормально. В 1956 г. крайне слабые темпы размножения, отмеченные для хищных птиц, сов и воронов, наблюдались и у лисицы. Это находится в тесной связи с состоянием кормовой базы в интересующие нас годы. Материалы по питанию лисы, результаты анализа которых приводятся в табл. 5 и 6, в 1955 г. собирались у норы, расположенной примерно в 500 *м* от усадьбы заповедника в Акар-Чешме, в 1956 г. — у норы, находившейся в 200—300 *м* от предыдущей. Возможно, что обе норы принадлежали одной и той же лисе.

Таблица 5

Питание лисы в весенне-летний период 1955 и 1956 гг.
(в % от общего числа данных)

Корма	1955 г.	1956 г.
	Всего данных	
	125	261
Позвоночные	98,4	29,1
В том числе мышевидные грызуны	96,0	1,9
Беспозвоночные	20,0	96,6
Растения (не случайные примеси, а кормовые)	—	1,1

В 1956 г. отсутствие мышевидных грызунов в пищевом рационе лисы компенсировалось главным образом беспозвоночными животными. Питание беспозвоночными не могло, по-видимому, обеспечить восполнение энергетических затрат, необходимых для реализации репродуктивного цикла, о чем свидетельствует почти полное отсутствие приплода у лисы. В качестве дополнения к табл. 5 надо отметить, что из беспозвоночных лиса в 1956 г. поедала жуков, саранчовых, паукообразных. В 1956 г. в питании лисы возросло значение птиц и пресмыкающихся: по сравнению с 1955 г., в 1956 г. лиса поедала птиц в 1,5 раза больше, пресмыкающихся — почти в четыре раза больше.

Таблица 6

Частота встречаемости грызунов в питании лисы в весенне-летний период 1955—1956 гг. (в % встреч от общего числа данных)

Виды	1955 г.	1956 г.
Афганская полевка	81,6	0,4
Домовая мышь	16,0	—
Краснохвостая песчанка	0,8	—
Серый хомячок	2,4	1,1

В 1955 г. в обследованных частях Бадхыза зарегистрировано 13 жилых нор лисицы с выводками. Только в окрестностях Акар-Чешме под наблюдением находились восемь выводковых нор с молодняком. За пределами Акар-Чешме жилые норы с лисятами обнаружены: 16 мая в ущелье Капланлы; 17 апреля в 3—4 *км* на север от Акрабата; 12 мая в верховьях ущелья Кизыл-Джар. В феврале и мае 1956 г. при самом тщательном обследовании в окрестностях Акар-Чешме, в Кепелинской и Керлекской фисташковых дачах и в ущелье Кизыл-Джар жилые выводковые норы и лисий молодняк не были обнаружены. Не встречены они сотрудниками Бадхызского заповедника при специальных поисках и в других районах Бадхыза. Только две выводковые норы найдены в 1956 г. в 10 *км* северо-

восточнее Моргуновского. Это, по всей вероятности, объясняется тем, что в долине Кушки, как сказано выше, грызунов (большой песчанки) было больше, чем на западе Бадхыза.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1955 г. был годом пика численности мышевидных грызунов. Это отмечено в Бадхызе, в области Кушки — Кашана и в Карабиле, где особенно высокую численность имела афганская полевка, затем — домовая мышь. Численность песчанок была умеренной, но в Карабиле заметно выше, чем в Бадхызе.

Снижение численности мышевидных грызунов в Бадхызе началось со второй половины лета и в резкой форме выявилось осенью 1955 г. В Юго-Восточных Кара-Кумах оно началось с весны 1954 г. и охватило, в частности, популяции большой и полуденной песчанок. Резкое сокращение численности краснохвостой песчанки к весне 1954 г. отмечено и в Западной Туркмении.

Состояние численности мышевидных грызунов в 1956 г. характеризуется глубокой депрессией. Такая картина наблюдалась в Копет-Даге, Бадхызе, в Юго-Восточных (Репетек и окрестности) Кара-Кумах, а по устным сведениям, и на юго-западе Туркмении. На 100 ловушко-суток у Акар-Чешме приходилось в 1955 г. (март-апрель) до 45,05 грызуна, в феврале — мае 1956 г. — до 1,5, а в сентябре 1956 г. — до 0,2 зверька. Частота встречаемости грызунов в питании хищников в 1955 г. довольно высокая: у черного коршуна — 63,3%, обыкновенной пустельги — 90,9%, курганника — 83,0%, ушастой совы — 100,0%, лисы — 96,0%. В 1956 г. в питании хищников роль грызунов в связи с их низкой численностью практически сводилась к нулю.

Низкая численность мышевидных грызунов сильно отразилась на численности и размножении сов и хищных птиц в 1956 г. В Южной Туркмении снижение численности в популяциях и негнездование или крайне слабое размножение отмечено у филина, ушастой совы, домового сыча, туркестанского балобана, обыкновенной и степной пустельги, черного коршуна, курганника, из других птиц — у обыкновенного ворона, а из млекопитающих — у лисицы. Нормально размножались в 1956 г. черный гриф, стервятник, змееяд и туркестанский тювик.

Материалами данного исследования впервые установлено колебание численности в связи с «неурожаем» мышевидных грызунов у черного коршуна и обыкновенной пустельги. Это же относится к курганнику, у которого колебания численности, в сущности, конкретно до сих пор не изучались. Данные по балобану показали, что интенсивность его размножения в известной мере также зависит от численности грызунов.

Неразмножение лисицы в связи с низкой численностью грызунов в общей форме широко известно, но для Туркмении на конкретном материале отмечается впервые.

ЛИТЕРАТУРА

Дементьев Г. П., 1951. Отряд хищные птицы, в кн. «Птицы Советского союза», т. 1, М.—1953. Размножение хищных птиц и численность грызунов в Северо-Восточной Туркмении, Бюл. Моск. о-ва испыт, природы, вып. 4.

Дементьев Г. П., Карташев Н. Н., Солдатова А. Н., 1953. Питание и практическое значение некоторых хищных птиц в юго-западной Туркмении, Зоол. ж., т. XXXII, вып. 3.

Дунаева Т. Н. и Кучерук В. В., 1941. Материалы по экологии наземных позвоночных южного Ямала, Мат. к позн. фауны и флоры СССР, отд. зоол., нов. сер., вып. 4.

Осмоловская В. И., 1948. Экология хищных птиц полуострова Ямала, Тр. Ин-та геогр., т. 41. — 1949. Экология степных хищных птиц Северного Казахстана, Тр. Наурзумск. гос. заповедн., вып. 11.

Рустамов А. К., 1955. О гнездовой фауне птиц и практическом значении наземных позвоночных животных Ташаузской области (Северо-Восточный Туркменистан), Уч. зап. Туркменск. гос. ун-та, вып. IV. — 1957. О колебании численности некоторых хищных птиц и их кормовой специализации, Тр. Туркм. с.-х. ин-та, т. IX.
Рустамов А. К. и Ишадов Н., 1956. О массовой гибели розовых скворцов и афганской полевки, Изв. АН ТуркмССР, № 5.
Фенюк Б. К., Радченко А. Г., Жерновов И. В., 1954. Массовое размножение краснохвостой песчанки в Западной Туркмении, Тезисы докл. III экол. конф., ч. III, Киев.
Формозов А. Н., 1934. Хищные птицы и грызуны, Зоол. ж., т. XIII, вып. 4.
Lack D., 1954. The natural regulation of animal numbers, Oxford.

POPULATION DENSITY AND REPRODUCTION OF PREDATORY BIRDS AND FOXES IN CONNECTION WITH THE POPULATION DENSITY OF RODENTS IN SOUTHERN TURKMENIA

A. K. RUSTAMOV, A. N. SUKHININ, E. I. SHCHERBINA

Chair of Zoology, Turkmenian Agricultural Institute and Badkhyz State Game Preserve

Summary

In 1956 in Southern Turkmenia in connection with the low population density of mouse-like Rodents the decrease of population density or a very feeble reproduction was noticed in the following bird species: Bubo bubo, Asio otus, Athene noctua, Falco cherrug, Falco tinnunculus, Falco naumanni, Milvus korschun, Buteo rufinus, Corvus corax, and in Vulpes vulpes of Mammals. Reproduction of Neophron percnopterus, Aegypius monachus and Circaëtus ferox in 1956 proceeded normally.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

1958, том XXXVII, вып. 6

ОСОБЕННОСТИ ОСЕННЕГО ПИТАНИЯ РЯБЧИКОВ В ГОД НЕУРОЖАЯ ЯГОД

Л. И. КРАСОВСКИЙ и *Г. А. ТРОИЦКИЙ*

Заповедник «Денежкин Камень» (Североуральск)

В 1949 г. на восточных предгорьях Урала, в районе «Денежкина Камня» почти совсем не уродились весьма обычные для тех мест лесные

Таблица 1

Осенние корма рябчика

№ п/п	Наименование корма	Поедаемые части	Встречаемость в % к числу зобов	Время поедания	Макс. число кусков
1	Береза бородавчатая и пушистая (Betula verrucosa, B. pubescens)	Кусочки веток	9	Декабрь	74
		Листья	4	Сентябрь	4
	То же	Мужские сережки (мочка)	58	Весь период	386
	» »	Почки	18	» »	638
	» »	Почки с укороченными ветками	43	» »	760
	» »	Укороченные ветки	15	» »	89
2	Береза карликовая (B. nana)	Почки и ветки	5	Ноябрь	288
3	Брусника (Vaccinium vitis idaea)	Листья	5	Весь период	30
	То же	Почки	18	» »	222
	» »	Стебель	1	25.VIII	
	» »	Ягоды	4	Сентябрь	2
4	Будра (Glechoma hederacea)	Листья	1	10.X	1
5	Вика лесная (Vicia silvatica)	Листья	6	Октябрь	12
6	Герань лесная (Geranium silvaticum)	Плоды	2	Сентябрь	1
7	Голубика (Vaccinium uliginosum)	Листья	1	10.X	4
8	Гроздовник (Botrychium sp.)	Спорофилл	1	24.IX	2
9	Грушанка (Pirola rotundifolia)	Листья	1	10.X	17
10	Злаки	Листья желтые	1	19.IX	30
	»	Листья зеленые	4	Сентябрь	47
	»	Листья щучки	2	»	4
11	Ива [Salix (phylicifolia?)]	Листовые почки	4	Ноябрь	146
	» » »	Листовые почки с ветками	4	Декабрь	300
	» » »	Листья	2	До снега	38
	» » »	Цветочные почки	20	Весь период	264
12	Кислица (Oxalis acetosella)	Листья	25	Октябрь, ноябрь	74

№ п/п	Наименование корма	Поедаемые части	Встречаемость в % к числу зобов	Время поедания	Макс. число кусков
13	Клевер луговой (Trifolium pratense)	Листья	9	До снега	46
14	Клевер ползучий (T. repens)	Листья	3	„ „	12
15	Линнея (Linnaea borealis)	Листья	4	Конец октября	17
16	Лиственница (Larix sibirica)	Хвоя желтая	14	Октябрь	44
	То же	Хвоя зеленая	1	Сентябрь	15
17	Лютик (Ranunculus acer)	Листья	3	Сентябрь	8
18	Майник (Majanthemum bifolium)	Ягоды	2	15.IX 16.IX	8
19	Малина (Rubus idaeus)	Ягоды	1	25.VIII	
20	Марьянник (Melampyrum nemorosum)	Плоды	1	25.VIII	
21	Можжевельник (Juniperus communis)	Хвоя	2	Сентябрь	70
	То же	„Плоды" зеленые	2	26.X	9
	„ „	„Плоды" черные	1	26.X	1
22	Мох (Mnium sp.)	Гаметофит	1	28.X	1
	То же	Коробочки	1	28.X	10
23	Ольха кустистая и серая (Alnus fruticosa и A. incana)	Ветки	10	Ноябрь	210
	То же	Зачатки женских сережек	4	Ноябрь	5
	„ „	Мужские сережки	20	Вся осень	260
	„ „	Почки	30	Осень, декабрь	70
24	Осина (Populus tremula)	Листья	4	Сентябрь	60
	То же	Почки	17	Вся осень	101
	„ „	Почки с укороченными ветками	10	С октября	104
	„ „	Укороченные ветки	4	„	43
25	Перловник (Melica nutans)	Плоды	1	26.IX	20
26	Подмаренник (Galium boreale)	Листья	2	Сентябрь	13
27	Рябина (Sorbus sibirica)	Почки	44	С октября	70
28	Ситник [Juncus (lampocarpus?)]	Плоды	1	25.X	58
29	Сосна (Pinus silvestris)	Почки	1	19.IX	1
30	Таволга (Filipendula ulmaria)	Листь	2	Сентябрь	3
31	Тмин (Carum carvi)	Листья	1	19.IX	6
32	Фиалка (Viola sp.)	Плоды	4	Сентябрь	2
33	Черника (Vaccinium myrtillus)	Листья	3		6
	То же	Кусочки стебля	31	С сентября	594
34	Чина (Lathyrus pratensis)	Листья	3	Октябрь	8
35	Шиповник (Rosa acicularis)	Верхушки веток	1	22.X	3
	То же	Почки	4	Октябрь	2
36	Ясколка (Cerastium caespitosum)	Листья	4	До первого снега	20
37	Муравьи (Formica rufa)	В больших массах	4	Оттепель в октябре	500
38	Пауки	Единично	11 2	До октября Оттепель в октябре	2 7

ягоды: черника, брусника, клюква, голубика, морошка, малина, поленика. Урожай был меньше 1 по шкале А. Н. Формозова (1935). Лесные ягоды имеют огромное значение в осеннем питании тетеревиных. Выпадение ягод из питания является редкостью, и в связи с этим осенью 1949 г. были проведены наблюдения над характером питания рябчиков Tetrastes bonasia sibiricus But. (Дементьев и др., 1952).

Наблюдения охватывают период с 15 сентября (начало осенней охоты) до 15 декабря, когда установился режим однообразного зимнего питания. Подавляющее большинство птиц отстреляно в окрестностях с. Всеволодо-Благодатское, Североуральского района, Свердловской области, в больших массивах перестойных столетних сосняков с многочисленными рямами и молодыми березняками, с ивой, черемухой и ольхой вдоль русел ручьев и речек. В негустом подлеске всюду встречаются рябина и шиповник. В травяном и кустарничковом покрове преобладают вейник Calamagrostis arundinacea, черника и брусника.

Работа проводилась по обычной методике, т. е. путем вскрытия зобов (Новиков, 1953; Семенов-Тян-Шанский, 1938; Формозов, 1934), ботанического определения, пересчета и взвешивания кормов с учетом указаний, имеющихся в специальной литературе (Архаров, 1939: Михеев, 1948; Новиков, 1953; Фолитарек, 1939).

За всю осень исследовано 97 зобов. Статистическая проверка показала, что этого количества достаточно для точного суждения о всей популяции с достоверностью в 90%. Общий сухой вес всех зобов — 399,57 *г*. Максимальный сухой вес одного зоба 33,16 *г*. Максимальное число кусков в зобе — 1241 (табл. 1).

В табл. 2 дана количественная характеристика питания по отдельным периодам осеннего сезона. Разбивка на периоды производилась по принципу равной достоверности результатов, определяемых числом исследованных зобов. На каждый период в среднем приходится около 12 зобов. Приводятся числа встречаемости кормов, т. е. процентное отношение зобов, содержащих данный корм, ко всему числу просмотренных зобов.

Таблица 2

Сезонная встречаемость главных кормов рябчика в процентах

Наименование корма	15—30.IX, 12 зобов	1—5.X, 11 зобов	6—10. X, 17 зобов	20—25.X, 10 зобов	26—31.X, 14 зобов	1—30.XI, 15 зобов	1—15.XII, 14 зобов
Древесные корма							
Береза (почки, ветки, сережки)	75	73	88	100	86	100	100
Осина (почки)	25	36	30	30	43	20	14
Ольха (почки, ветки, сережки)	41	9	6	50	43	53	57
Рябина (почки)	25	64	59	60	43	40	36
Всего	100	100	100	100	100	100	100
Зеленые корма							
Брусника (почки)	25	18	—	10	72	20	—
Кислица (листья)	8	64	47	20	—	13	—
Клевер (листья)	50	9	23	—	—	—	—
Лиственница (хвоя)	17	—	11	30	21	7	—
Черника (стебель)	8	9	30	50	50	47	14
Всего	100	91	82	70	100	54	14
Ягоды	16	—	—	—	7	—	—
Насекомые							
Муравьи	8	10	6	50	14	7	—

Обсуждение результатов

Говоря о питании куриных, О. И. Семенов-Тян-Шаньский (1938) утверждает, «...что в Мурманской области невозможно представить себе такой неурожай ягод, чтобы птица лишалась этого необходимого эле-

мента питания». Такого же мнения держатся В. П. Теплов (1947) и С. С. Донауров (1947).

Однако из приведенных выше таблиц видно, что за всю осень 1949 г. только в четырех зобах из 97 были обнаружены ягоды брусники в количестве не более 2 шт. Ягод в лесу не было, и рябчики (как и другие куриные) не могли их найти, хотя обычно в данной местности осенью поедают их очень много. Несмотря на это, по данным учета в заповеднике «Денежкин Камень», по личным наблюдениям авторов и по словам охотников, никаких заметных изменений ни в осенней численности, ни в весе, ни в поведении птиц не было. По материалам Г. А. Троицкого, средний вес птицы, как и в предыдущем году, составлял около 400 *г*. В ноябре попадались экземпляры с жировыми отложениями на зобах. Кочевки не замечены. Все рябчики добыты в обычных местообитаниях. Эти факты показывают, что отсутствие ягод сразу заметно не сказывается на состоянии популяции рябчиков.

Материалы по питанию рябчиков на Урале в нормальный год приводят С. С. Донауров (1947) и В. П. Теплов (1947), работавшие в Печоро-Илычском заповеднике, в 200 *км* к северо-западу от «Денежкина Камня». Сравнивая «показатели встречаемости» для нормального (по С. С. Донаурову) и неурожайного (данная работа) годов, можно видеть, как резко возросло значение неягодных кормов в последнем случае. Если в нормальный год встречаемость древесных кормов в три осенние месяца выражалась числами 30, 89 и 79%, то в безъягодный год, как показано в табл. 2, встречаемость ни разу не была ниже 100%. Почти такое же соотношение отмечено и для травянистых кормов. Таким образом, главными заменителями ягод в питании птиц являются их обычные летние и особенно древесные зимние корма: почки брусники, стебли черники, листья кислицы и клевера, почки и мужские сережки березы и ольхи, почки и ветки осины, рябины и ивы.

Рябчики очень часто (до 60%) и в больших количествах (до 6 *г*) поедают почки осины, а также почки, мужские сережки и ветки ольхи.

Работавший на Северном Урале С. С. Донауров (1947) отмечает поедание ольхи и осины как редкость. Весьма возможно, что встречаемость в зобах и поедаемость этих растений в нашем материале оказались увеличенными из-за нехватки ягод. Но указанный корм, вместе с почками ивы и рябины, в таком же количестве встречается в зобах и зимой, следовательно, поедается птицами независимо от ягод и по своему значению является основным. Это имеет место не только на Урале, но и в других местах (Мензбир, 1902; Формозов, 1934; Цвеленьев, 1938).

В книге Г. П. Дементьева и др. (1952, стр. 113, 114) про европейского рябчика написано: «...не встречается на чистых моховых болотах, поросших сосняком,...на болотах не живет, а в горную тундру не поднимается ни при каких обстоятельствах». Не упомянуты также биотопы и для сибирского рябчика (стр. 118 — 120). Аналогичные указания имеются у М. А. Мензбира (1902). Однако в ноябре 1949 г. в зобах рябчиков были найдены почки и ветки карликовой березы (Betula nana), которая на Урале встречается или в горных тундрах, или на сфагновых болотах с сильно изреженными низкобонитетными сосняками — на так называемых рямах. Как видно из табл. 1, количество кусков этого корма достигало 288 шт. в одном зобе, что свидетельствует о продолжительном пребывании птицы на ряме. Случаи эти не единичны. Карликовая береза зарегистрирована в пяти зобах. Следовательно, не подлежит сомнению значительная роль этого кустарника в питании рябчика на Урале.

В литературе есть много указаний на питание клевером тетеревов и глухарей, но для рябчиков клевер луговой не упоминается ни одним исследователем; клевер ползучий отмечают только С. С. Фолитарек (1939) и Л. А. Цвеленьев (1938). Между тем из табл. 1 видно, что рябчик склевывает листья двух видов клевера, побеги чины и лесной вики.

Необходимо учесть, что луговой клевер в обследованном районе является довольно редким заносным растением и растет в небольших количествах только вблизи жилья да вдоль немногих в этой местности дорог. При всем том потребителями клевера, кроме домашнего скота, являются еще и тетерева, в одном из зобов которых было найдено 8 *г* клеверных листьев по сухому весу. Количество травянистых кормов в сентябре для птиц практически безгранично, и факт преобладания клевера в зобах показывает, что птицы отдают ему предпочтение перед остальными кормами.

Поздней осенью — 20, 21 и 22 октября (в это время в Североуральском районе уже началась зима, с 14 октября лежал снег глубиной до 15 *см*), во время оттепели, начавшейся 21 октября, были добыты три рябчика, зоба которых оказались туго набитыми резко пахнущей черной массой размельченных тел муравьев. Сухой вес кормовой массы достигал 1,5 *г* в каждом зобе, что соответствует более чем 500 шт. муравьев (Formica rufa). Только Л. А. Цвеленьев (1938) упоминает о питании насекомыми взрослых рябчиков в осенне-зимний период.

ЛИТЕРАТУРА

Архаров И., 1939. Кормовое значение березовой сережки для рябчика и тетерева, Боец-охотник, № 9.

Владимирская М. И., 1948. Птицы Лапландского заповедника, Тр. Лапландск гос. заповедн., вып. III.

Дементьев Г. П., Гладков Н. А., Исаков Ю. А., Карташев Н. Н., Кириков С. В., Михеев А. В., Птушенко Е. С., 1952. Птицы СССР, т. IV.

Донауров С. С., 1947. Рябчик в Печеро-Илычском заповеднике, Тр. Печеро-Илычск. гос. заповедн., вып. IV, ч. 1.

Мензбир М. А., 1902. Охотничьи и промысловые птицы России, т. II.

Михеев А. В., 1948. Белая куропатка.

Новиков Г. А., 1952. Материалы по питанию птиц Кольского полуострова, Тр. ЗИН АН СССР, т. IX, вып. 4. — 1953. Полевые исследования по экологии наземных позвоночных.

Семенов-Тян-Шаньский О. И., 1938. Экология боровой дичи Лапландского заповедника, Тр. Лапландск. гос. заповедн., вып. 1.

Теплов В. П., 1947. К экологии боровой дичи Печеро-Илычского заповедника, Тр. Печеро-Илычск. гос. заповедн., вып. IV, ч. 1.

Фолитарек С. С., 1939. Некоторые данные по питанию рябчика, Вопр. экол. и биоценол., вып. 4.

Формозов А. Н., 1934. Материалы к биологии рябчика на севере Горьковского края, Бюл. МОИП, отд. биол., т. 43 (1).—1935. Колебания численности промысловых животных.

Цвеленьев Л. А., 1938. Питание рябчиков на Алтае, Тр. Алтайск гос. заповедн., вып. 1.

PECULIARITIES OF AUTUMNAL FEEDING OF HAZEL-GROUSE IN A YEAR OF FAILURE OF BERRIES

L. I. KRASSOVSKY and *G. A. TROITSKY*

Game Preserve «Denezhkin Kamen»

Summary

On the eastern slope of the Ural mountain ridge 97 hazel-grouses (Tetrastes bonasia sibiricus But.) were shot from 16. IX to 15. XII 1949, and the study of foods found in their crops was carried out. 65 food species were found the list of which is set out in table 1. No berries were found in the crops due to a failure of them in that year. Common winter woody foods and, partly, green summer foods served as valuable substitute of berries. The best of them are buds, branches and catkins of birch and alder tree followed by the buds of asp, mountain ash and willow. Of green foods the most frequented are the buds of red bilberry, stems of bilberry, leaves of Oxalis sp. and those of clover.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1958, том XXXVII, вып. 6

ЗНАЧЕНИЕ ПОДВИЖНОСТИ ЛЕСНЫХ МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ В РАСПРЕДЕЛЕНИИ КЛЕЩЕЙ IXODES PERSULCATUS P. SCH. В ОЧАГАХ ВЕСЕННЕ-ЛЕТНЕГО ЭНЦЕФАЛИТА

С. А. ШИЛОВА, В. Б. ТРОИЦКИЙ, Г. Б. МАЛЬКОВ, В. М. БЕЛЬКОВИЧ

Центральный научно-исследовательский дезинфекционный институт (Москва)

В последние годы вопросам изучения природной очаговости клещевого энцефалита уделяется большое внимание, так как во многих областях Советского Союза число заболеваний этой болезнью значительно увеличилось.

Приступая к разработке биологических основ противоклещевой профилактики в эндемичных районах, мы пытались выяснить, как отражаются экологические особенности мелких лесных позвоночных на распределении и формировании клещевых очагов. Очевидно, что изучение характера использования территории мелкими млекопитающими с этой точки зрения представляет большой интерес.

Работа проводилась в течение 3 лет (1954—1956 гг.) в одном из районов Пермской области, где наблюдалась высокая заболеваемость клещевым энцефалитом [1].

Для изучения подвижности зверьков применялась методика мечения (Наумов, 1951; Кучерук, 1952). С этой целью были выбраны два участка, каждый площадью в 1 *га*. Первый из них располагался в молодом елово-березово-пихтовом лесу, возникшем на месте сплошных рубок. Второй участок находился на расстоянии 5 *км* от первого и представлял собой вырубку среди нетронутой елово-пихтовой тайги, поросшую густыми зарослями малины. Площадку местами покрывали кучи хвороста, оставшиеся после выборочных рубок с 1940 г. На обоих участках в течение 3 лет наблюдалась повышенная численность клещей Ixodes persulcatus. Живоловки, выставленные на площадках через 10 *м* друг от друга, функционировали в течение всего периода работы (19 024 ловушко-суток). Всего мы пометили 706 зверьков, которые были пойманы 4226 раз. Помимо мечения, во всех основных биотопах проводился отлов зверьков с помощью давилок и ловчих канавок (90 000 ловушко-суток). Добыто и исследовано на заклещевение около 6000 мелких млекопитающих.

Среди добытых нами зверьков в течение всех трех сезонов преобладали рыжие европейские полевки и обыкновенные бурозубки. В 1956 г. во всех стациях в большом количестве появились полевка-экономка и лесной лемминг.

Общее состояние численности мелких лесных млекопитающих за последние годы характеризует рис. 1. В 1954 г. наблюдалась глубокая депрессия численности грызунов и насекомоядных.

На основной территории района (елово-березово-пихтовый лес по местам сплошных рубок) зверьки почти не встречались. Стациями переживания в этом сезоне были участки елово-березово-пихтового старолесья на увалах с густыми зарослями малины (Шилова, Мальков, Чабовский, Мещерякова, 1956).

---

[1] Помимо авторов, в работе принимали участие студенты Крылов, Симкин, Дроздова, Чечулина и Батанова. В процессе работы мы пользовались постоянными консультациями Н. П. Наумова. Всех перечисленных товарищей просим принять нашу благодарность.

На площадках мечения характер распределения зверьков по территории в течение 1954—1956 гг. был следующим.

Елово-пихтово-березовый лес на местах сплошных рубок. На этой площадке в 1954 г. численность грызунов была исключительно низкой (менее 0,07 зверька на 100 ловушко-суток). В связи с этим работы по мечению в 1954 г. здесь не велись. К весне 1956 г. численность грызунов также оставалась на низком уровне.

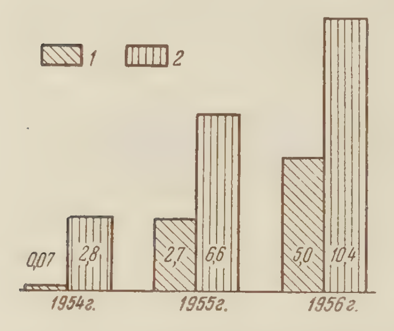
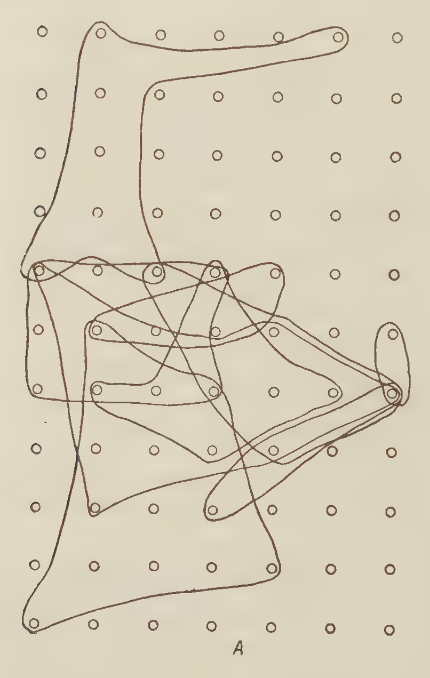


Рис. 1. Изменение численности мышевидных грызунов за 1954—1956 гг. (среднее число зверьков на 100 ловушко-суток)

1 — елово-пихтово-березовый лес, 2 — вырубка, поросшая малинником

Мечение зверьков на этой площадке мы начали 20 мая 1955 г. До середины июня на площадке не было добыто ни одного зверька. С 15 июня до конца августа мы пометили здесь всего 43 рыжих полевки, из них постоянно жили на площадке лишь 10 зверьков, индивидуальные участки которых представлены на рис. 2,А. Зверьки заселяли не всю площадку, а держались изолированными группами в наиболее благоприятных по микрорельефу участках. (Небольшое понижение, сильно захламленное, с густыми зарослями малины.)

Весной 1956 г. на площадке уже было довольно большое количество оседлых зверьков. После выхода молодняка зверьки равномерно заселили весь опытный участок. За сезон 1956 г. здесь был помечен 141 зверек.



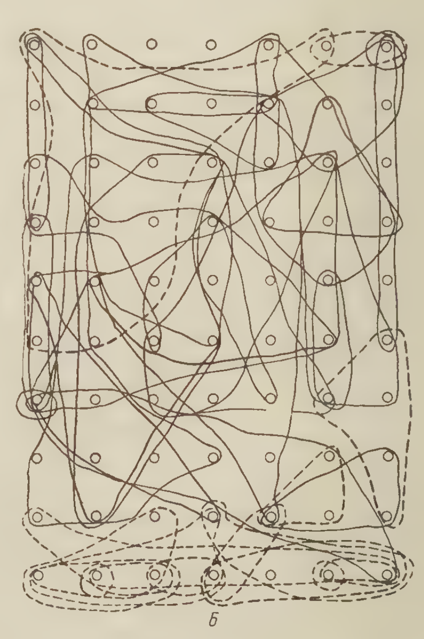


Рис. 2. Индивидуальные участки оседлых рыжих полевок и полевок-экономок в 1955 г. (*А*) и в 1956 г. (*Б*). Площадь участка — 1 *га*

Сплошная линия — рыжие полевки, пунктир — полевки-экономки

Интересно отметить, что в этом году площадку в большом количестве заселили полевки-экономки (рис. *2, Б*), в то время как в 1955 г. они вооб-

ще здесь не встречались. Видимо, появление их на опытном участке произошло за счет вселения с обширной вырубки, окружающей елово-пихтово-березовый лес. Распределение полевок-экономок по территории также характерно: все они держались лишь на границах участка, около вырубки.

В ы р у б к а, п о р о с ш а я м а л и н о й, п о с р е д и е л о в о-п и х т о в о й т а й г и. Как мы уже говорили, в 1954 г. этот участок тайги был стацией переживания для европейской рыжей полевки.

С весны 1955 г. оседлые зверьки равномерно заселили весь участок. За этот год мы пометили 207 зверьков, из них 194 рыжих полевки, три полевки-экономки, девять лесных мышей и одну мышевку. Численность зверьков здесь была почти в три раза больше, чем на первой площадке. В 1956 г. численность зверьков возросла еще более.

Переходим к характеристике подвижности зверьков на опытных участках.

На площадке, расположенной в березово-елово-пихтовом лесу, как уже говорилось, за сезон 1955 г. было помечено всего 43 зверька. Мы выделяем среди них три группы.

1. Оседлые зверьки, которые постоянно ловились на площадке в течение не менее 20 дней и имели постоянные индивидуальные участки. За весь сезон на площадке жило всего 10 оседлых зверьков, из них четыре половозрелых самца и шесть самок (четыре беременные и две молодые самки первого помета). По отношению к другим группам помеченных грызунов оседлые зверьки составляли лишь 23,2% (рис. 3).

Рис. 3. Соотношение оседлых зверьков и мигрантов на площадках мечения

1 — оседлые, *2* — мигранты, жившие на площадке 1—5 дней, *3* — мигранты, жившие на площадке 5—12 дней

2. Мигранты, жившие на площадке от 1 до 5 дней. В 1955 г. зверьки этой группы составляли основную массу зарегистрированных на площадке грызунов (62,8%). Из 27 зверьков этой группы было 26 рыжих полевок и одна полевая мышь. Среди рыжих полевок основную массу составляли неполовозрелые зверьки первого выводка (12 самцов и 9 самок).

3. Мигранты, жившие на площадке от 5 до 15 дней, не имеющие определенных индивидуальных участков. За сезон на площадке зарегистрировано шесть таких зверьков, из них три неполовозрелых самцы первого выводка и три самки. Все эти зверьки, очевидно, родились в пределах площадки, так как, пойманные в первый раз, весили 10—12 *г*. Затем все они покинули площадку, не задержавшись на ней.

В 1956 г. подвижность грызунов на этой же площадке значительно изменилась, число оседлых зверьков увеличилось почти вдвое (рис. 3). Среди них почти половину составляли молодые зверьки первого помета, оставшиеся на площадке и приступившие здесь к размножению. Число мигрантов, живших на площадке не более 5 дней, напротив, сократилось с 62,8 до 20,6%. Таким образом, в год, последовавший за периодом глубокой депрессии, популяция рыжих полевок характеризовалась исключительно высокой подвижностью. В 1956 г., когда численность зверьков возросла, подвижность заметно уменьшилась.

Иная картина подвижности зверьков наблюдалась на второй площадке. В 1954 г. этот участок был стацией переживания рыжих полевок, а в 1955 г. численность зверьков здесь была почти в три раза выше, чем на первом участке. На рис. 3 показано соотношение оседлых зверьков и мигрантов на втором участке. Основную часть популяции составляли оседлые зверьки (51,7%), в то время как на первом участке их было почти вдвое меньше. Мигранты, жившие на площадке не более 5 дней, составляли здесь небольшой процент — 19,4. Наконец, зверьки, жившие на площадке до 15 дней, составляли 30% всей популяции; в основном в эту группу входили неполовозрелые рыжие полевки, родившиеся на площадке и жившие здесь в первые дни после выхода из гнезд. Впоследствии они переселились с площадки. Видимо, за счет этой группы происходило в основном увеличение численности грызунов вне стаций переживания.

Приведенные данные показывают, что подвижность популяции мышевидных грызунов резко увеличилась после года глубокой депрессии, при низкой численности их во всех стациях. Аналогичное явление для серых полевок описывает Н. П. Наумов (1955).

К 1956 г., с ростом численности зверьки равномерно заселили всю территорию, причем оседло живущие особи преобладали в популяции в течение всего сезона.

В стациях переживания в годы низкой численности зверьки в основном также жили оседло.

Необходимо остановиться на кормовых миграциях на ягодники. С 20-х чисел июля на вырубках созревает малина, которая обычно бывает здесь в изобилии. В этот период начинаются массовые миграции крупных и мелких позвоночных на малинники; численность мышевидных грызунов на малинниках возрастает почти в 10 раз. В желудках у всех добытых в это время зверьков найдены ягоды малины. Интересно, что это явление относилось в 1956 г. также и к полевке-экономке, которая охотно питалась малиной и переселялась на малинники вместе с рыжими полевками.

Изучение подвижности лесных мышевидных грызунов проводилось на территории очага клещевого энцефалита. Во всех стациях, где велись наблюдения, клещи I. persulcatus — основные переносчики клещевого энцефалита — встречались постоянно и в больших количествах. На площадках мечения их численность доходила до 20 экз. на один человеко-час. Личинки и нимфы таежных клещей кормились преимущественно на рыжих полевках, леммингах, полевках-экономках и землеройках-бурозубках.

В 1956 г. численность личинок очень резко сократилась. Видимо, это явление объяснялось тем, что в холодное и дождливое лето 1956 г. задержался своевременный выплод личинок из кладок. В связи с этим явлением основной материал по заклещевению зверьков личинками приводится за 1955 г.

На всех меченых зверьках в течение обоих сезонов проводился учет присосавшихся к ним личинок и нимф. Для этого каждого зверька, пойманного в живоловку, осматривали, регистрируя число, локализацию и степень напитанности клещей.

При лабораторном выкармливании личинок и нимф на зверьках мы условно делили их на три группы: к первой относили личинок и нимф, только что присосавшихся к зверьку (1-й день питания), ко второй — клещей, слегка увеличившихся в размерах (2-й и 3-й день питания), наконец, в третью группу входили личинки и нимфы, вполне напившиеся (день отпадения).

Обследуя меченых зверьков, мы учитывали степень напитанности клещей соответственно описанным выше группам. Таким образом, мы имели возможность установить, сколько личинок прокормил каждый зверек в течение сезона, где он заразился ими и где их сбросил.

В табл. 1 приводятся средние данные по заклещевению зверьков, добытых в живоловки и давилки.

Интересно отметить, что заклещевение зверьков, добытых живыми, сравнительно мало отличалось от данных по заклещевению, полученных при исследовании мертвых животных. Видимо, есть основание предполагать, что эктопаразитологическое обследование зверьков, добытых мертвыми (при ежедневной утренней проверке ловушек), сравнительно точно отражает естественную картину заклещевения популяции (по крайней мере, в отношении клещей I. persulcatus).

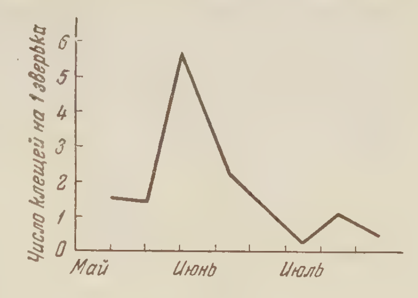


Рис. 4. Сезонное заклещевение рыжих полевок

Характер заклещевения оседлых рыжих полевок на площадках представлен на рис. 4. Мы видим, что максимальное заклещевение наблюдалось в конце июня. На тех зверьках, которые регулярно ловились на площадках, удалось выявить абсолютное число личинок и нимф, выкормленных каждым из них в течение сезона. Эти данные приведены в табл. 2.

Из таблицы видно, что количество личинок и нимф, выкормленных одним зверьком за сезон, очень различно и в значительной мере зависит от характера его передвижений по участку.

Таблица 1

Заклещевение зверьков, добытых в давилки и живоловки

Показатели	Молодой елово-березовый лес. Грызуны пойманы в давилки	Молодой елово-березовый лес. Грызуны пойманы в живоловки	Елово-пихтовая тайга по увалам. Грызуны пойманы в давилки	Елово-пихтовая тайга по увалам. Грызуны пойманы в живоловки
Число осмотренных зверьков	199	44	646	207
Из них заклещевенных, в %	42,0	50,0	33,0	38,0
Среднее число личинок и нимф на одного зверька	3,5	3,0	1,8	1,7

Таблица 2

Характер заклещевения зверьков, регулярно ловившихся на площадках

№ зверька	Вид	Пол	Возраст	Время пребывания на площадке	Число выкормленных личинок	Число выкормленных нимф
9	Европейская рыжая полевка	♀	ad.	28.V —26.VI	3	1
20	То же	♂	ad.	27.V —26.VI	86	7
23	Полевка-экономка	♂	subad.	28.V —26.VI	26	0
35	Европейская рыжая полевка	♂	subad.	5.VI—20.VII	15	4
33	То же	♀	ad.	8.VI—27.VII	71	7
36	„ „	♂	ad.	10.VI— 1.VIII	15	0
44	„ „	♀	ad.	10.VI— 2.VIII	3	0
53	„ „	♂	ad.	12.VI— 6.VIII	27	2

При изучении заклещевения отдельных зверьков удалось установить, что существуют участки (зоны), где наблюдается постоянное высокое за-

клещевение зверьков. В этих местах иногда даже малоподвижные зверьки, живущие постоянно у одной и той же ловушки, бывают очень сильно заклещевены.

На рис. 5 крупными черными кругами обозначены места, где ловились зверьки, имевшие одновременно более 15 присосавшихся личинок первой стадии, т. е. тех, которые только что напали на зверька. Основная масса таких зверьков ловилась в трех точках площадки. В эти же ловушки попадались зверьки, имевшие одновременно более 80 личинок первой стадии; некоторые из них иногда ползали по шерсти зверька, еще не успев

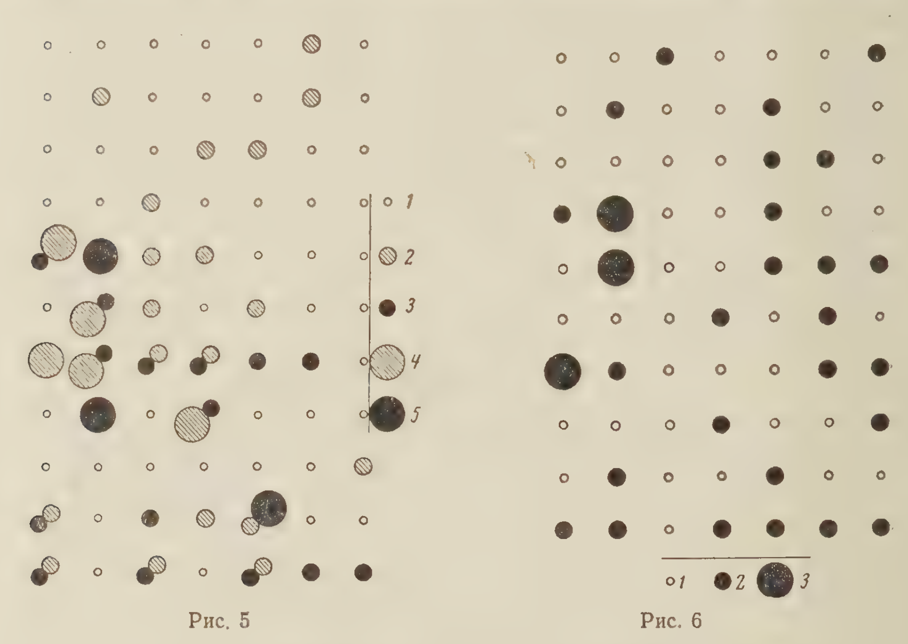


Рис. 5. Зоны концентрации голодных и сытых личинок на площадке в 1 *га*. 1955 г.

1 — ловушки, в которые ловились незаклещеванные зверьки, *2* — ловушки, где ловились зверьки, имевшие одну-пять личинок первой стадии, *3* — ловушки со зверьками, имевшими одну-пять личинок третьей стадии, *4* — ловушки со зверьками, имевшими 15 и более личинок первой стадии, *5* — ловушки со зверьками, имевшими 15 и более личинок третьей стадии

Рис. 6. Распределение нимф на той же площадке. 1956 г.

1 — ловушки, в которые ловились незаклещеванные зверьки, *2* — ловушки, в которые ловились зверьки, имевшие одновременно одну-трех нимф, *3* — ловушки, в которые ловились зверьки, имевшие одновременно до 10 нимф

к нему присосаться. В районе этих ловушек, очевидно располагались кладки клещей, что и вызвало значительную концентрацию личинок. Таким образом, мы можем сказать, что в пределах площадки существовало несколько зон заражения, где происходило нападение голодных личинок на зверьков.

Судьба присосавшихся к зверькам личинок зависит от характера их подвижности. Заштрихованными крупными кругами на рис. 5 обозначены участки, где ловились зверьки, имевшие одновременно более 15 личинок третьей стадии (напившиеся и готовые отпасть от зверька). На плане показано, что зоны сброса личинок распределяются по участку уже более равномерно. Однако основная масса личинок все же отпала недалеко от мест кладок.

Сопоставляя данные, представленные на рис. 5, с картиной распределения индивидуальных участков оседлых рыжих полевок (рис. 1), мы видим, что в местах концентрации личинок жили преимущественно оседлые

зверьки. Естественно, что в связи с этим зверьки и разнесли личинок в пределах своего индивидуального участка.

Интересно сопоставить особенности распределения нимф в 1956 г. с распределением личинок в 1955 г. (рис. 6). Нимфы встречались на зверьках в различных местах площадки. Однако основная масса их все же регистрировалась именно в тех местах, где в предыдущем году были сброшены личинки. Напомним, что на этом участке в 1955 г. жили преимущественно оседлые зверьки.

Приведенный пример, очевидно, может служить объяснением одного из путей образования стойких клещевых микроочагов; ограниченные участки, наиболее благоприятные для существования грызунов (в конкретном случае для рыжих полевок — это сильно захламленные понижения с зарослями малины), заселяют, в основном, оседлые зверьки, которые живут здесь группами. Если самка I. persulcatus откладывает здесь яйца, личинки нападают на этих оседлых зверьков, которые переносят их недалеко, в пределах той же территории.

Часть выплодившихся на следующий год нимф также остается на этой территории и кормится на зверьках на третий сезон; в данном ограниченном участке наблюдается значительная численность половозрелых клещей. Такие микроучастки среди заклещевенных территорий, на которых наблюдается очень высокая численность клещей, мы называем локальными клещевыми очагами.

Наблюдения показали, что очень часто эти участки располагаются в местах с повышенной численностью грызунов. Так, в Кемеровской области мы нашли очаг площадью около 300 $м^2$, где численность половозрелых I. persulcatus даже в июне составляла более 20 экз. на 1 человеко/час. Это был участок молодого осиново-пихтового леса, сильно захламленного. Обильная подстилка и повышенная влажность создавали благоприятные условия для выплаживания клещей. Кроме того, в очаге имелись большие кучи хвороста, оставшиеся после выборочных рубок, которые создали исключительно благоприятные условия для существования грызунов (в частности, красно-серой полевки). Видимо, описанный очаг возник именно таким путем, какой описан нами выше. Нужно оговориться, что локальные очаги формируются и другими путями, в частности во время кормовых кочевок птиц.

Как уже упоминалось, личинки, выплодившиеся в районе, отмеченном на карте, распределились вблизи по индивидуальным участкам оседлых зверьков. Однако на площадке в эти же ловушки ловились не только оседлые зверьки, но и мигранты. Многие из этих зверьков, проходя через зоны заражения, набирали на себя личинок клещей, разносили их по площадке и уносили за ее пределы.

Следует обратить внимание на то, что на рис. 5, относящемся к 1955 г., отмечены две зоны заражения. Однако интенсивная концентрация нимф в 1956 г. наблюдалась лишь в зоне одной из ловушек, где жили оседлые зверьки (рис. 6). В районе другой ловушки ловились только мигранты. Видимо, они широко разнесли личинок по территории, не создав концентрированного очага.

Коротко остановимся на значении кормовых миграций в разносе клещей. Напомним, что в конце июля начались кормовые миграции зверьков на малинники. Однако в этот период заклещевение их было уже очень низким (рис. 4). Таким образом, в районе наших работ кормовые миграции грызунов на ягодники не имели существенного значения для расселения клещей.

На основании изложенного можно сделать следующее заключение.

В годы низкой численности лесных мышевидных грызунов наблюдается высокая подвижность их вне стаций переживания. Мигранты составляют в этот период более 60% всей популяции. Попадая в зоны, где были отложены кладки и выплодились личинки таежных клещей, грызуны набира-

ют клещей на себя и способствуют их широкому диффузному разносу. В годы высокой численности подвижность зверьков понижается, и разнос личинок клещей происходит менее бурно.

В условиях, благоприятных для зверьков (в том числе и в стациях переживания), основная масса популяции в течение всего лета живет оседло. Оседлые зверьки, на которых кормятся личинки клещей, разносят их лишь в пределах своих индивидуальных участков. Впоследствии в этом месте возникают концентрации нимф и половозрелых таежных клещей. Таким путем возникают локальные клещевые очаги.

ЛИТЕРАТУРА

Карасева Е. В., 1955. Мечение животных в СССР, Бюл. Моск. об-ва испыт. природы, вып. 5.— 1956. Некоторые особенности развития эпизоотии лептоспироза у полевок-экономок, изученные методом мечения зверьков, Зоол. ж., т. XXXV, вып. 9.

Кучерук В. В., 1952. Количественный учет важнейших видов вредных грызунов и землероек, Сб. «Методика учета численности наземных позвоночных».

Наумов Н. П., 1951. Новый метод изучения экологии мелких лесных грызунов. Фауна и экология грызунов, вып. 4.— 1955. Изучение подвижности и численности мелких млекопитающих с помощью ловчих канавок, Вопр. краев. паразитол., т. IX.

Шилова С. А., Мальков Г. Б., Чабовский В. И., Мещерякова Е. В., 1956. Влияние депрессии численности лесных мышевидных грызунов на прокормление клещей Ixodes persulcatus в очагах клещевого энцефалита, Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, вып. 4.

THE ROLE OF THE MOBILITY OF FOREST MOUSE-LIKE RODENTS IN THE DISTRIBUTION OF IXODES PERSULCATUS P. SCH. IN THE NIDI OF SPRING SUMMER ENCEPHALITIS

S. A. SHILOVA, V. B. TROITSKY, G. B. MALKOV, V. M. BELKOVICH

Central Research Disinfection Lnstitute (Moscow)

Summary

In the years of low population density of mouse-like Rodents their high mobility beyond their habitats is observed. During such periods migrants make up more than 60 per cent of the whole population. Finding themselves in the zones where batches of eggs of taiga ticks were laid and their larvae hatched, Rodents pick up ticks on themselves thus contributing to wide distribution of ticks. In the years of high population density mobility of animals decreases, so that the dispersal of ticks proceeds less actively.

Under favourable conditions (the reservation sites including) the main mass of the population lives in stable settlements the year round. Such animals on which tick larvae are feeding disperse them only within their individual ranges. Further on concentrations of nymphs and mature taiga ticks arise on these places. By this way local tick herds originate.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1958, том XXXVII, вып. 6

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

НОВЫЕ ТЕПЛОВОДНЫЕ МОЛЛЮСКИ В ФАУНЕ ВОСТОЧНОГО МУРМАНА

Н. М. МИЛОСЛАВСКАЯ

Мурманская биологическая станция Кольского филиала Академии наук СССР

В монографии «Фауна и биологическая продуктивность моря» Л. А. Зенкевич (1947) приводит сводку данных об изменении состава фауны Баренцова моря в связи с потеплением Арктики. В этом аспекте представляют интерес обнаруженные Мурманской биологической станцией в 1955 г. при траловых сборах бентоса в прибрежной зоне не свойственные Баренцову морю элементы фауны. Это — двустворчатые моллюски Propeamussium (Palliolum) vitreum (Chemnitz) и Venus (Timoclea) ovata Pennant.

Ниже приводятся описания найденных моллюсков. Их распространение, по данным Лича (W. E. Leach, 1852), Джеффриса (J. G. Jeffreys, 1869), Сарса (G. O. Sars, 1878), Сауэрби (G. B. Sowerby, 1885), Букуа, Дауценберга и Дольфуса (E. Bucqoy, Ph. Dautzenberg et G. Dollfus, 1887—1898), Хааса (F. Haas, 1926), Иенсена и Сперка (Ad. S. Jensen og R. Spärck, 1934) и Мадсена (F. J. Madsen, 1949), показано на схематической карте (рис. 1).

Propeamussium (Palliolum) vitreum (Chemnitz)

Один живой экземпляр обнаружен против устья р. Вороньей (широта 69° 13,5′, долгота 35° 45,1′) 5 июля 1955 г. на глубине 170 *м*, на скалистом грунте с мелким песком.

Длина раковины 12,4, высота 12,6, толщина 4,6 *мм*. Раковина (рис. 2, *а*) почти прозрачная, бесцветная, равностворчатая, хотя правая (верхняя) створка в вершинной части чуть-чуть менее выпукла, чем левая (нижняя). Заднее ушко маленькое, тупоугольное, очень слабо отделенное от всей раковины и являющееся как бы ее продолжением. Переднее ушко крупное, на правой створке хорошо выражена глубокая биссусовая выемка. Скульптура обеих створок одинакова. Для нее характерны: 1) тонкие концентрические линии, в срединной части раковины снабженные мелкими полукруглыми выемками; 2) тончайшая и равномерная радиальная исчерченность; 3) мелкие полукруглые, черепицеобразные чешуйки, расположенные приблизительно под прямым углом к плоскости раковины на ушках, переднем и заднем концах раковины и вдоль ее брюшного края. От этих чешуек свободна только срединная часть каждой створки.

Рисунок, приведенный Сарсом (1878, табл. 2, фиг. 5), хорошо передает особенности формы и скульптуры описанного мною моллюска. На рисунке не отражена только радиальная исчерченность, вероятно, из-за того, что она очень тонка.

Отождествление P. vitreum с P. abyssorum Lovén (Филатова, 1948) едва ли верно, так как последний отличается иной формой и иным размером заднего ушка, а также совершенно гладкой раковиной. Значительно более ограничено и его распространение (Хаас, 1926). Вероятно, правильнее было бы рассматривать гладкую форму (P. abyssorum) как производную от P. vitreum, возможно — как его подвид.

Venus (Timoclea) ovata Pennant

Отсутствие в русской литературе каких-либо сведений об этом виде вынуждает описать его более подробно, тем более, что ни один представитель семейства Veneridae на Восточном Мурмане известен не был.

Один живой экземпляр V. ovata обнаружен 14 июля 1955 г. вблизи Харловских о-вов (широта 68°51,5′, долгота 37°08,5′); глубина 65 *м*, грунт—битая ракуша и галька.

Длина раковины 9,5, высота 8,8, толщина 4,4 *мм*. Хорошо различимы 6 годовых колец, 2—3 кольца в области макушки выражены значительно менее четко. Обращают на себя внимание такие внешние признаки, как редкая для семейства, очень ясная



Рис. 1. Схема распространения Propeamussium (Palliolum) vitreum (Chemnitz) (*1*) и Venus (Timoclea) ovata Pennant (*2*); *3* — места новых нахождений

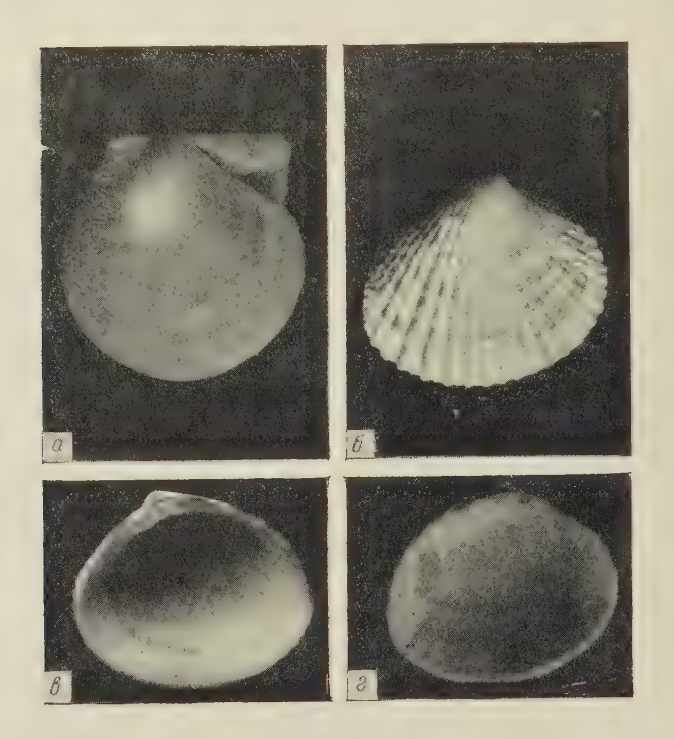


Рис. 2. Propeamussium vitreum, внешний вид (*а*); Venus ovata, внешний вид (*б*), правая створка изнутри (*в*), левая створка изнутри (*г*)

радиальная ребристость, благодаря которой моллюск походит на Cardium, и желтовато-коричневый рисунок на белой раковине.

Раковина (рис. 2, *б*) треугольно-овальная, равностворчатая, несколько уплощенная, слегка неравносторонняя — заостренные маленькие макушки незначительно сдвинуты к переднему концу. Наружная поверхность раковины покрыта радиальными ребрами, числом около 40, часть которых дихотомически разветвляется в ее нижней половине. Вследствие этого число ребер на различных участках раковины различно. Межреберные промежутки в верхней половине в 2—3 раза у́же ребер, в нижней половине становятся равными им по ширине. Тонкая и неглубокая концентрическая исчерченность всей раковины придает ребрам характерную четковидную структуру, а всей раковине — как бы решетчатость. Щиток отсутствует. Своеобразная, удлиненно-овальная луночка, отделенная желобком от всей раковины, несет продолжение радиальных ребер. Лигамент наружный, удлиненный и тонкий. Желтовато-коричневый рисунок расположен штрихами вдоль радиальных ребер по годовым зонам роста.

Створки внутри молочно-белые, с четкими овальными отпечатками мускулов-замыкателей. Неглубокий, почти прямоугольный синус занимает приблизительно $^1/_4$ расстояния между отпечатками мускулов. Крупная замковая пластинка обеих створок с характерными для семейства 3 сильными расходящимися кардинальными зубами. Боковых зубов нет.

В правой створке (рис. 2, *в*) передний зуб меньше и ниже других, пластинчатый, полукруглый; средний — треугольный крупный, значительно выше переднего, слегка расщепленный; задний — крупнее и выше среднего, немного изогнут, также со слабо выраженным желобком на верхней поверхности. В левой створке (рис. 2, *г*) передний изогнутый зуб — самый крупный и наиболее высокий; средний — ниже переднего, треугольный, слегка расщепленный сверху; задний — слабее и ниже остальных, удлиненный и дугообразный, длиннее переднего зуба правой створки. Промежутки между зубами глубокие в обеих створках.

Край створок изнутри оконтурен узким непрерывным рядом мелких рубчиков, расположенных в спинной части и с боков параллельно брюшному краю, а вдоль последнего — перпендикулярно к нему.

Следует подчеркнуть, что наиболее подробные описания V. ovata, данные Джеффрисом (1863), а также Букуа, Дауценбергом и Дольфусом (1887—1898), почти абсолютно правильно характеризуют описанного мною моллюска. Расхождение обнаруживается лишь в одном пункте: описание зубов, данное Джеффрисом для правой створки, соответствует у моего экземпляра зубам левой и наоборот.

Автор вида Пиннент (W. Pennant, 1767) приводит только лаконичный диагноз, не вызывающий сомнений, и очень похожий рисунок внешнего вида (табл. 56, рис. 56).

На составе фауны Барецова моря потепление Арктики ясно сказалось 20—30 лет назад. Дает ли нахождение еще двух тепловодных моллюсков, никогда раньше не встречавшихся в прибрежье Восточного Мурмана, основание считать, что потепление продолжается и сейчас? По-видимому, все же не дает потому хотя бы, что найденной V. ovata в 1955 г. было не менее 8 лет от роду. Однако нахождение новых тепловодных животных в прибрежье Восточного Мурмана, независимо от времени их проникновения, подтверждает существенную роль усиленного поступления атлантических вод в формировании фауны Баренцова моря и изменении ее облика на глазах одного человеческого поколения. Кроме того, все более закономерным представляется факт больших адаптационных возможностей тепловодных двустворчатых к резким сезонным колебаниям придонной температуры (в районе Харлова амплитуда ее колебаний за ряд лет наблюдений достигает 7°) и к колебаниям непериодическим, неизбежным на небольшой глубине вблизи берега.

ЛИТЕРАТУРА

Зенкевич Л. А., 1947. Фауна и биологическая продуктивность моря, II, Изд-во «Сов. наука», М.

Филатова З. А.. 1948. Двустворчатые моллюски, Определитель фауны и флоры северных морей СССР, под ред. Н. С. Гаевской, Изд-во «Сов. науки», М.

Bucqoy E., Dautzenberg Ph. et Dollfus G., 1887—1898. Mollusques marins du Roussillon, II.

Haas F., 1926. Lamellibranchia. Tierwelt d. Nord- u. Ostsee, IXd, Leipzig.

Jeffreys J. G., 1863. British Conchology, II. — 1869. Idem, V.

Jensen Ad. S. of Spärck., 1934. Bløddyr, II. Saltvandmuslinger. Danmarks Fauna, 40, København.

Leach W. E., 1852. A synopsis of the Mollusca of Great Britain, London.

Madsen F. J., 1949. Marine Bivalvia. The zoology of Iceland, vol. IV, pt. 63, Copenh. and Reykjavik.

Pennant W. 1767. British Zoology, IV, London.

Sars G. O., 1878. Mollusca Regionis Arcticae Norvegiae, Christiania.

Sowerby G. B., 1855. Thesaurus conchyliorum. II, London.

NEW WARM WATER MOLLUSCS IN THE FAUNA OF EASTERN MURMAN

N. M. MILOSLAVSKAYA

Murman Biological Station of the Kola Branch of the Academy of Sciences of the USSR

Summary

Description and the sites of occurrence of two Bivalvia species — Propeamussium (Palliolum) vitreum (Chemnitz) and Venus (Timoclea) ovata Pennant found for the first time in the shore waters of Eastern Murman, and their distribution according to literary data are presented in the paper. Some general ideas with respect to the penetration of these molluscs connected with the Arctic getting warmer and the adaptability of warm water species are stated.

О НАХОДКЕ НОВОГО ДЛЯ ФАУНЫ СССР ВИДА — GAHRLIEPIA (SCHOENGASTIELLA) LIGULA (RADFORD, 1946) (ACARIFORMES, GAHRLIEPIINAE)

Е. Г. ШЛУГЕР и Е. Ф. СОСНИНА

Отделение переносчиков трансмиссивных заболеваний отдела паразитологии и медицинской зоологии Института эпидемиологии и микробиологии Академии медицинских наук СССР (Москва) и Институт зоологии и паразитологии Академии наук Таджикской ССР

При обработке обширной коллекции краснотелок Института зоологии и паразитологии Академии наук Таджикской ССР встречен новый для фауны Советского Союза вид — Gahrliepia (Schoengastiella) ligula (Radford, 1946), относящийся к подсемейству Gahrliepinae Womersley, 1952, (-Walchiinae Ewing, 1946).

Впервые G. (Sch.) ligula был схематично описан Радфордом (С. D. Radford, 1946) по материалам из Индии (штат Манипур). Позднее Уомерсли (H. Womersley, 1952), Трауб и Эванс (R. Traub a. T. Evans, 1953) на основании сборов из Северной и Южной Бирмы уточнили и дополнили описание этого вида.

В 1952 г. Уомерсли переименовал подсемейство Walchiinae в Gahrliepiinae, включив в него один род (Gahrliepia) с четырьмя подродами (Gahrliepia Oudemans, 1912 Schoengastiella Hirst, 1915, Walchia Ewing, 1931, Gateria Ewing, 1938), которые ранее рассматривались, несмотря на различия, по одному только признаку — наличию неодинакового количества спинных щетинок на головном щите или полному их отсутствию как разные роды.

В настоящей работе мы придерживаемся системы Уомерсли как наиболее обоснованной.

Gahrliepia (Schoengastiella) ligula (Radford, 1946)

(см. рисунок)

Schoengastiella ligula Radford, 1946, Proc. Zool. Soc., London, 116 : 256; Gahrliepia (Schoengastiella) ligula, Womersley, 1952, Rec. S. Aust. Mus., 10; 296—297; Traub and Evans, 1953, Stud. Inst. Med. Res. Malaya. 26 : 100—103.

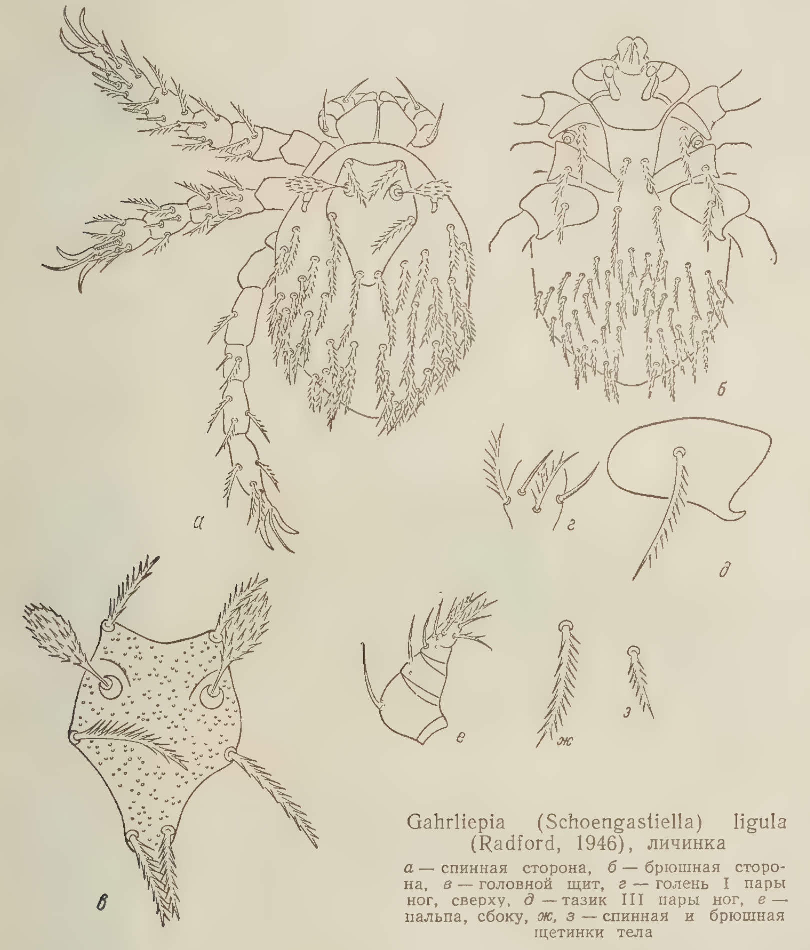
В первоначальном описании этого вида Радфорд (1946) указывает, что трихоботрии колбовидные, тогда как на рисунке он изображает их правильной шаровидной формы.

На неточность изображения трихоботрии указал Уомерсли (1952) при повторном описании G. (Sch.) ligula по материалам из Южной Бирмы.

Строение личинок из Таджикистана вполне соответствует описанию и рисункам G. (Sch.) ligula, опубликованным Уомерсли (1952) и Траубом и Эвансом (1953).

Длина 0,163—0,370 *мм*, при ширине 0,117—0,214 *мм*. У голодных личинок тело овальное, у сытых — продолговато-овальное (его длина превышает в 1,4—1,7 раз наибольшую ширину), со слабо выраженными или совершенно сглаженными плечевыми выступами. Головной щит (рис. *в*) в 1,2—1,3 раза длиннее своей наибольшей ширины на уровне задних щетинок; передний край его с довольно глубокой закругленной или угловатой выемкой; боковые края в промежутке между основаниями передних и задних щетинок постепенно расходятся кзади, выпуклые или гораздо реже прямолинейные, а за основаниями задних щетинок глубоко выемчатые. Вся поверхность щита покрыта мелкоточечной пунктировкой. Передние щетинки помещаются на углах щита,

задние и первая пара спинных — на боковых сторонах (у всех представителей подрода Schoengastiella 1-я пара спинных щетинок располагается на поверхности щита). 2 спинные щетинки, находящиеся на щите, придвинуты к заднему краю его, тесно сближены между собой, промежуток между ними в 4—6 раз меньше расстояния между задними щетинками. Щетинки на щите короткие, задние (в 1,6—2 раза короче длины щита) несколько длиннее передних и спинных или же все одинакового размера, с довольно длинными тесно сидящими бородками. Трихоботрии колбовидной формы, помещаются близко к боковым краям щита, примерно на одинаковом расстоянии от оснований передних и задних щетинок. Над ботридиями имеются закругленные или линейные гребни. По бокам тела, приблизительно на уровне ботридий, находятся



Gahrliepia (Schoengastiella) ligula (Radford, 1946), личинка

а — спинная сторона, *б* — брюшная сторона, *в* — головной щит, *г* — голень I пары ног, сверху, *д* — тазик III пары ног, *е* — пальпа, сбоку, *ж, з* — спинная и брюшная щетинки тела

небольшие двойные глаза (хорошо различимы только у голодных личинок). Вооружение тела состоит из 4 плечевых щетинок, 40—56 спинных и 56—63 брюшных. Спинные щетинки мелкие, с длинными многочисленными бородками. На голени I пары ног, в средней части имеются 2 соленидия. Щетинка на тазике III пары ног занимает центральное положение или несколько смещена к внутреннему краю. Гипостомальные щетинки голые. На бедре, голени и плюсне пальп щетинки гладкие.

Размер щетинок (в миллиметрах): передних 0,03—0,035 (в среднем 0,032), задних 0,035—0,041 (в среднем 0,038), спинных 0,025—0,038 (в среднем 0,032) и брюшных 0,015—0, 031 (в среднем 0,022).

Распространение и экология. В пределах Советского Союза G. (Sch.) ligula найден в Таджикистане на склонах Вахшского хребта невдалеке от сел. Сары-Хосор Кулябской области. Распространен этот вид в Индии. (Манипур, Ассам, Кашмир), в Северной и Южной Бирме.

В Таджикистане личинки G. (Sch.) ligula были обнаружены на туркестанской крысе (Rattus turkestanicus Sat.) и лесной мыши (Apodemus sylvaticus L.) в июле-августе 1952 г. Этот вид является здесь довольно редким, так как в сборах с Вахшского хребта из 5812 личинок краснотелок, собранных при обследовании 135 экз. грызунов, лишь 31 личинка относится к G. (Sch.) ligula.

Грызуны, зараженные этим паразитом, были добыты на горных склонах по левому берегу р. Шуробдарья (пять туркестанских крыс и одна лесная мышь). Горные склоны покрыты разреженной древесно-кустарниковой и хорошо развитой травянистой растительностью, представленной разнотравьем с примесью злаков. Среди деревьев и кустарников можно отметить большое количество грецкого ореха и диких плодовых пород: яблоня, груша, вишня, алыча. Часто встречаются шелковица, тополь, виноград, жимолость, барбарис, шиповник, ежевика, а по дну ущелья нередки ивы, лох, тамариск. Еще одна туркестанская крыса с 20 личинками G. (Sch.) ligula была добыта в запущенном фруктовом саду (с большим количеством кустов виноградника и развитой травянистой растительностью) на краю кишлака, расположенного выше по течению р. Шуробдарья. Таким образом, места обитания G. (Sch.) ligula характеризуются древесно-кустарниковой и травянистой растительностью.

На грызунах личинки G. (Sch.) ligula встречаются вместе с другими краснотелками. Так, на шести туркестанских крысах и одной лесной мыши, с которых снята 31 личинка этого вида, были, кроме того, 910 личинок краснотелок, принадлежащих к шести видам: Trombicula autumnalis Shaw., T. pulchra Schlug., T. talyzini Schlug., T. raropinnis Schlug., Schoengastia rotundata Schlug., Sch. latychevi Schlug.

По сообщению Трауба и Эванса (1953), клещи G. (Sch.) ligula в Северной Бирме очень часто и в большом количестве встречаются на крысах Rattus flavipectus junnanensis, R. rattus sladeni (близких к нашей туркестанской крысе) и изредка — на других грызунах (Rattus manipulus, Bandicota, Mus bacterianus kakhyensis), насекомоядных (Grocidura, Suncus, Anourosorex) хищных (Herpestes) и приматах (Tupaia belangeri versurae).

В Ассаме и Северной Бирме личинки G. (Sch.) ligula паразитируют на млекопитающих в течение всего года; причем в дождливое время года встречаемость их на грызунах сравнительно низкая, а в сухое (октябрь-ноябрь) — очень высокая.

Имеется указание Трауба и Эванса (1953) о том, что личинки G. (Sch.) ligula встречались совместно с другими видами в пробах, из которых были выделены штаммы Rickettsia tsutsugamushi.

Определительная таблица видов подрода Schoengastiella, обнаруженных в СССР

1(2). На тазике III пары ног имеется только 1 щетинка. 2 спинные шетинки, находящиеся на поверхности щита, тесно сближены друг с другом, промежуток между ними в 4—6 раз меньше расстояния между задними щетинками. Щетинки на щите и спинной поверхности тела покрыты сравнительно длинными бородками . . . . **Gahrliepia (Schoengastiella) ligula** (Radford, 1945).

2(1). На тазике III пары ног имеются 2 щетинки (1-я сидит у границы переднего края, а 2-я — в центре). 2 спинные щетинки, расположенные на территории щита, широко расставлены, промежуток между ними в 1,8—1,9 раза меньше расстояния между задними щетинками. Щетинки на щите и спинной поверхности тела с короткими бородками . **Gahrliepia (Schoengastiella) punctata** (Radford, 1946) Встречен в Туркмении (Талимарджан) на большой песчанке (Rhombomys opimus Licht).

ЛИТЕРАТУРА

Брегетова Н. Г., Буланова-Захваткина Е. М., Волгин В. И., Дубинин В. Б., Захваткин А. А., Земская А. А., Ланге А. Б., Павловский Е. Н., Сердюкова Г. В., Шлугер Е. Г., 1955. Клещи грызунов фауны СССР. Изд-во АН СССР, М.—Л.

Шлугер Е. Г. и Мищенко Н. К., 1957. О находке представителя нового для фауны СССР рода Schoengastiella Hirst, 1915 (Acariformes, Trombidiidae), Зоол. журн., т. XXXVI, вып. 3.

Ewing H. E., 1931. A catalogue of the Trombiculinae, or chigger mites of the New World with new genera and species and a key to the genera, Proc. U. S. Nat. Mus. 80(8). — 1938. A key to the genera of chiggers (mite larvae of the subfamily Trombiculine) with descriptions of new genera and species, J. Wash. Acad. Sci., 28(6).— 1946. Notes on trombiculid mites with descriptions of Walchinae n. subf., Speotrombicula n. g. and Eutrombicula defecta n. sp., J. Parasitology, vol. 32(5).

Hirst S., 1915. On some new Acarina parasites of rate, Bull. Entomol. Res., vol. 6(2)

Radford C. D., 1946. New species of larval mites (Acarina Trombiculidae) from Manipur State, India, Proc. Zool. Soc., London, vol. 116(2).

Traub R. a. Evans T., 1953. Indo-malaysian chiggers of the subgenus Schoenastiella (Acarina Trombiculidae) Malaysian parasites, Vi. Stud. Inst. Med. Res. Malaya, 26.

Womersley H., 1952. The scrub-typhus and scrub-itch mites (Trombiculidae, Acarina) of the Asiatic Pacific region, Rec. S. Aust. Mus., 10.

ON FINDING A SPECIES NEW FOR THE FAUNA OF THE USSR — GAHRLIEPIA (SCHOENGASTIELLA) LIGULA (RADFORD, 1946) (ACARIFORMES, GAHRLIEPIINAE)

E. G. SHLUGER and *E. F. SOSNINA*

Section of Carriers of Transmissive Diseases, Department of Parasitology and Medical Zoology, Institute of Epidemiology and Microbiology, Academy of Medical Sciences of the USSR (Moscow), and Institute of Zoology and Parasitology, Academy of Sciences of Tadjik SSR

Summary

When working up a collection of chiggers of the Academy of Sciences of the Tadjik SSR a new species for the fauna of the USSR was found, namely, Gahrliepia (Schoengastiella) liqula (Radford, 1946) belonging to the subfamily Gahrliepiinae Womersley, 1952 (Walchiinae Ewing, 1946).

In Tadjikistan G. (Sch.) ligula is found on the slopes of Vakhsh mountain ridge, not far from the settlement Sary-Khosor, Kulyaba region, on Rattus turkestanicus Sat. and Apodemus sylvaticus L.

In the paper presented detailed description and figures of G. (Sch.) ligula are given. An identification key is also given which is set up for two species — G. (Sch.) punctata and G. (Sch.) ligula known within the ranges of the Soviet Union.

МАТЕРИАЛЫ О КРОВОСОСУЩИХ МОКРЕЦАХ РОДА CULICOIDES РЕЧНОЙ ПОЙМЫ ВЛАДИМИРСКОЙ ОБЛАСТИ

Е. В. МОЛЕВ

Институт эпидемиологии и микробиологии Академии медицинских наук СССР (Москва)

В период с 9 мая по 10 августа 1955 г. мы изучали взрослых мокрецов в речной пойме в 70 *км* западнее г. Владимира. Первые экземпляры взрослых мокрецов в слабо обжитом районе поймы отмечены в конце мая. Они относились к видам C. arboreus и C. impunctatus. В июне уже встречались 10 видов: C. chiopterus, C. grisescens, C. fascipennis, C. nubeculosus, C. obsoletus, C. pictipennis, C. pulicaris и C. species.

В лесистой части территории поймы мокрецы редко нападали на человека. В населенном пункте, расположенном на открытом месте, и на лугах поймы мокрецы довольно интенсивно нападали на человека. За 20 мин. снимали с себя 120 экз. (По Гуцевичу). На домашних животных мокрецы нападали на всей обследованной территории еще в большем количестве.

На пастбище, в огороде и в коровнике преобладали C. grisescens (свыше 50%) и C. pulicaris (около 30%). Другие виды малочисленны. В огородах, в частности, отсутствовал C. nubeculosus, а в коровнике — C. stigma. Различный видовой состав Culicoides отмечался в коровнике и у входа в него (около дверей). Так, у входа в рою преобладали C. pulicaris (34%), меньше было C. grisescens (29%) и C. arboreus (20%). В коровнике же больше всего было C. grisescens (68%), на втором месте были C. pulicaris (20%).

Мокрецы нападали на свои жертвы в течение всего времени нашей работы. В июле и июне преобладали C. grisescens и C. pulicaris, в первую декаду августа — C. pulicaris, а C. grisescens по численности занимал второе место. Первый максимум численности мокрецов наблюдался в середине июня, второй (больший) — в половине июля. Затем до 10 августа шло постепенное снижение численности.

Места выплода мокрецов в лесистой и заболоченной пойме найдены в лесной подстилке сырых участков леса, в лужах, на пешеходных тропах, и дорогах, а также на бродах рек, через которые проходил скот. 9 мая при температуре воды 7° насчитывалось до 200 экз. личинок на 1 $м^2$. Летом их численность возросла незначительно. Очень большое количество личинок мокрецов — до 10 000 экз. на 1 $м^2$, преимущественно C. nubeculosus и единично — C. stigma, было обнаружено на влажном песчаноилистом склоне речной террасы поймы, обращенной к западу. Это место находилось в 10—15 *м* от животноводческих помещений — коровника, птичника и конюшни. Личинки первой стадии развития были найдены 23 июня при температуре воды 20°, 18 июля при температуре воды 27°; они встречались в пробах до конца июля. Таким образом, за период наших наблюдений было отмечено две генерации мокрецов. Личинки других возрастов обнаруживались в течение всего сезона. Первые куколки Culicoides были выловлены 20 мая при температуре воды 12° и встречались почти постоянно до 10 августа.

MATERIAL ON BLOOD-SUCKING CULICOIDES OF A BOTTOMLAND IN VLADIMIR REGION

E. V. MOLEV

Institute of Epidemiology and Microbiology, Academy of Medical Sciences of the USSR (Moscow)

Summary

In wooded swampy bottomland of the rivers in Vladimir region, 10 species of blood-sucking Culicoides were found: C. arboreus, C. chiopterus, C. grisescens, C. fascipennis, C. impunctatus, C. nubeculosus, C. obsoletus, C. pictipennis, C. pulicaris and C. species.

The sites of emergence of the insects described were found in swampy bottomland in the forest litter of damp areas, in pools on footpaths and roads, as well as in fords where cattle had passed. In some places as much as 10,000 larvae per 1 sq. m were found.

МЕТОДИКА ЛАБОРАТОРНОГО РАЗВЕДЕНИЯ СИНЕЙ МЯСНОЙ МУХИ CALLIPHORA ERYTHROCEPHALA MG.

Н. А. ТАМАРИНА

Биолого-почвенный факультет Московского государственного университета

В зоолого-энтомологической лаборатории и на кафедре энтомологии МГУ, начиная с осени 1954 г., разводились следующие виды синантропных мух: Musca domestica L., Calliphora erythrocephala Mg., C. uralensis Vill., C. vomitoria L., Protophormia terraenovae R.— D., Lucilia caesar L., Parasarcophaga similis Pand. для испытания действия на них различных истребляющих препаратов.

C. erythrocephala мы воспитываем уже 4-й год и выработали некоторые стандарты ведения культуры для получения однородного материала. Последнее обстоятельство весьма существенно в токсикологической работе. C. erythrocephala, как и M. domestica, не имеет зимней диапаузы, в условиях лаборатории размножается непрерывно и может быть использована для экспериментов в течение всего года. По отношению к ядам, а именно к ДДТ, существенно отличается от M. domestica.

По ходу работы мы пользовались постоянной консультацией профессора Е. С. Смирнова. В работе принимали участие И. Д. Иоффе и Л. А. Хромова.

Содержание взрослых мух. Взрослые мухи содержатся в марлевых или деревянных садках. Для изготовления марлевых садков берут кусок марли длиной 45, шириной 65 *см* и сшивают по длине. Изготовленный таким образом рукав натягивают на проволочный каркас, имеющий форму куба с ребрами длиной 15 *см*. Рукав с одной стороны завязывают, и садок ставят на картон. После того, как в садок помещены мухи и корм, его завязывают с другой стороны. Деревянные садки имеют также форму куба с ребрами длиной 30 *см*, дно садка и две боковые стороны изготовляют из фанеры. В середине одной из сторон прорезают круглое отверстие диаметром 10 *см* (чтобы свободно проходила рука), и к нему прикрепляют марлевый рукав. Переднюю и заднюю стенки делают из стекла. Потолок затягивают марлей.

В марлевый садок указанных размеров можно поместить 100—150 мух, в деревянный (также указанных размеров) — до 300.

Мухи содержатся при температуре 20° C. eryhrocephala — вид холодолюбивый По данным М. С. Владимировой (1941), максимальная активность этого вида в природе наблюдается при температуре 14°. Однако в лаборатории постоянно поддерживать такую температуру трудно, поэтому мы избрали температуру, близкую к комнатной.

Марлевые садки с мухами помещают в специально оборудованные шкафы, изнутри обитые асбестом; передние дверки стеклянные. Нагрев шкафов производится с помощью электроспиралей, вставленных в стеклянные трубки, и регулируется контактными термометрами. Трубки размещены вдоль полок по задней стенке шкафа. Температуру в шкафах можно регулировать также электрическими лампочками, включая их по мере надобности. Если в лаборатории колебания температуры незначительны, то садки можно держать открыто на стеллажах. В таких случаях лучше применять деревянные садки.

В качестве корма мухам дают молоко, сахар и воду. Известно (Кожанчиков, 1939, 1946), что при отсутствии углеводного питания продолжительность жизни мух значительно сокращается. Так, при питании только белком и водой, без углеводов, продолжительность жизни мух равна в среднем 5 суткам. Характер углеводного питания сказывается и на плодовитости самок. Наиболее полноценным углеводом является глюкоза, затем следует фруктоза и сахароза. Однако при питании только одними углеводами созревание половых продуктов у самок не происходит, хотя длительность жизни

может быть велика. Необходимо и присутствие в пище белков (Дербенева-Ухова, 1935, 1942; Кожанчиков, 1946).

Сахар кладут в садки кусками, один-три куска в садок, в зависимости от количества мух (не меньше одного куска на 100 мух). Куски ваты смачивают в молоке и воде и кладут (отдельно) в небольшие и неглубокие чашки, диаметром около 5—6 *см* и высотой 2,5 *см*, лучше с пологими краями. Удобнее всего применять выпаривательные чашки № 1. Сахар следует добавлять по мере съедания. Молоко и воду сменяют каждый день (за исключением выходных дней) в утренние часы, чтобы днем, во время наибольшей активности мух, они имели свежий корм. Если свежий корм не дают в течение двух-трех дней (праздничные дни), то количество его надо увеличить вдвое и, во избежание пересыхания, поставить в шкафах сосуды с водой для повышения влажности воздуха.

Получение яйцекладок. Половозрелые самки начинают появляться при температуре 20° на 10—13-й день после выхода их из куколок (при условии, что им сразу после вылета дают молоко). Для получения большого количества яиц нужно дождаться момента, когда яйца созревают у большинства самок. Обычно это бывает на 15—16-й день, что можно проверить путем вскрытия нескольких самок. В это время в садок, кроме обычного корма, ставят мясо. В чашку диаметром 7—8 *см* и высотой 3,5 *см* до половины насыпают влажный песок, последний закрывают фильтровальной бумагой и на нее кладут кусок мяса весом около 50 *г*. Сверху, во избежании подсыхания, мясо прикрывают кусочком влажной марли или ваты. Мясо помещают в садок на двое суток. Обычно уже в течение первых суток наблюдается массовая яйцекладка, а на вторые сутки личинки выходят из яиц. Если яйцекладка происходит не интенсивно, мясо лучше убрать и поставить снова через 2—3 дня.

Воспитание личинок. К концу 2-х суток после начала яйцекладки на мясе находится множество личинок. В это время мясо следует вынуть из садка и личинок рассадить по банкам. В банку можно помещать такое количество личинок, при котором на каждую приходится не менее 5 *см*³ объема сосуда. При большей плотности, несмотря на достаточное количество пищи, наблюдается угнетение роста личинок, и они не достигают нормальных размеров. Лучше всего употреблять 1- и 2-литровые стеклянные банки, помещая в них по 200—300 личинок. При ведении массовой культуры подсчет личинок при размещении их по банкам — процесс очень трудоемкий. Для ускорения его мы применяем изготовленный из металла мерный стаканчик высотой 12 *мм* и диаметром 9 *мм*. Предварительно измерив, сколько личинок определенной длины помещается в стаканчике, далее можно их легко и быстро дозировать. Пересаживать личинок в стаканчики и затем извлекать их оттуда удобно влажной мягкой кисточкой.

Кормом личинкам служит мясо. Учитывая, что в куске мяса не все части пригодны для питания личинок (например сухожилия), количество мяса на одну личинку до окончания ее развития, по данным, полученным в нашей лаборатории, должно быть не менее 0,3 *г*. В банку кладут сразу всю порцию мяса, необходимую для питания личинок во время их развития. Если кусок мяса толстый, следует сделать надрез, как бы карман, куда и нужно помещать личинок. Тонкий кусок надо перегнуть пополам, и личинок помещать между слоями мяса. В естественных условиях после выхода из яиц личинки держатся кучно, что имеет существенное значение, так как у них наблюдается внекишечное пищеварение. Под влиянием выделяемых личинками ферментов мышцы трупов животных в тех местах, где начинается питание личинок, разжижаются. Процесс этот происходит интенсивнее, когда личинки питаются не по-одиночке, а группами. Поэтому при пересадке на мясо очень важно сохранить кучность. Личинок надо пересаживать очень быстро, чтобы они не успевали расползтись по мясу. Затем всю кучу личинок следует прикрыть слоем мяса. Если личинки расползаются, развитие их происходит неудовлетворительно.

Мясо с личинками помещают в банку на сухой песок, предварительно насыпанный до половины банки. Мясо кладут в небольшое углубление на одной стороне банки. Жидкость, образующаяся при развитии личинок, стекает в песок, находящийся под мясом. Песок на другой стороне банки остается относительно сухим, в него личинки по окончании питания переползают для закукливания. Банку закрывают слоем бумаги с проколотыми иглой дырочками, завязывают и этикетируют. Банки помещают в обогреваемые шкафы, такие же, какие употребляются при содержании взрослых мух, но только отдельно от последних, так как в шкафах, где идет развитие личинок, бывает слишком высокая влажность воздуха, неблагоприятно действующая на имаго. Личинки лучше чувствуют себя в темноте, поэтому шкафы следует затемнить или, если это невозможно (при обогреве шкафов электрическими лампами), обернуть банки плотной бумагой с боков (но не закрывать их верх). Воспитание личинок ведется при температуре 20°. При более низких температурах сроки развития удлиняются, при повышении температуры — сокращаются, но в то же время значительно увеличивается смертность. Развитие личинок при температуре 20° продолжается около 10 дней.

Содержание куколок. Куколок следует отсеять от песка, в котором происходило окукливание, и переложить в небольшие чашки (диаметром приблизительно 10—12 *см* и высотой 5—6 *см*) на слой сухого песка. Чашку с куколками помещают в марлевый садок, который ставят в шкаф с температурой 20°. Развитие куколок при этой температуре продолжается около 13 дней. Когда начинается вылет мух, в садки ставят корм. Если для проведения опытов требуются мухи одного возраста, то корм в садки, где происходит вылет, не ставят. Всех мух, вылетевших за определенное вре-

мя, например в течение часа или суток, отсаживают в отдельные садки, и только после этого им дают корм. Держать вылетевших мух без корма больше 1, в крайнем случае 2 суток, нельзя, так как они погибают.

ЛИТЕРАТУРА

Владимирова М. С., 1941. Сезонное распределение и число генераций у мясных мух, Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, т. 10, вып. 5-6. — 1941а. Глубина закукливания Phormia groenlandica Lett. и Calliphora erythrocephala Mg., там же.

Дербенева-Ухова В. П., 1935. Влияние питания имаго на развитие яичников у Musca domestica L., Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, т. 4, вып. 5.— 1942. О развитии яичников и имагинальном питании у навозных мух, Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, т. 11, вып. 4.—1952. Мухи и их эпидемиологическое значение, М.

Кожанчиков И. В., 1939. Пищевая ценность углеводов в питании половой фазы некоторых Holometabola, ДАН СССР, т. XXV, № 9.— 1946. Плодовитость и длительность жизни Calliphora erythrocephala (Diptera, Calliphoridae), ДАН СССР, нов. сер., т. LIII, № 4.

TECHNIC OF REARING CALLIPHORA ERYTHROCEPHALA MG. IN LABORATORY

N. A. TAMARINA

Biological-Pedological Faculty of Moscow State University

Summary

Calliphora erythrocephala has no diapause and develops in laboratory the whole year round. The culture is carried out at the temperature of 20° C; adults are reared in light, larvae and pupae in dark thermostates. Adults are maintained in gauze cages (15 × 15 × 15 *cm*), 100—150 flies in each cage. Sugar, water and milk serve as their food. To lay eggs on the 15—16th day flies are given meat for two days. By the end of the second day a lot of maggots is to be found in meat. They are reared on meat, so that no less than 0.3 g of meat falls pro one maggot. Larval development occupies about 10 days. The pupae are sifted from the moist sand and put in dishes on a layer of dry sand. These dishes are put in gauze cages. Pupal development occupies about 13 days. The flies beginning to hatch, food is put in the cages.

К ВОПРОСУ О ПИТАНИИ ОБЫКНОВЕННОЙ И МАЛОЙ БУРОЗУБОК (SOREX ARANEUS L. и SOREX MINUTUS L.)

В. А. МЕЖЖЕРИН

Кафедра зоологии Сумского государственного педагогического института

Семейство Soricidae из наземных млекопитающих, пожалуй, наименее изучено у нас как в систематическом, так и в экологическом отношении.

В настоящей статье рассмотрены некоторые особенности питания двух видов землероек.

Имеющиеся в литературе данные о питании обыкновенной и малой бурозубок весьма ограничены. Конкретные материалы по питанию обоих видов приведены в работах лишь немногих авторов (Лавров, 1943; Межжерін, 1954; Попов, Воронов и Кулаева, 1950; Тупикова, 1949; Фолитарек, 1940; Формозов, 1948), но и эти данные получены в результате изучения незначительного числа особей.

МЕТОДИКА И МАТЕРИАЛЫ

Наши исследования по экологии обыкновенной и малой бурозубок проводились в течение 1952—1955 гг. в Запорожской, Киевской, Кировоградской, Сумской, Харьковской, Херсонской, Черкасской и Черниговской областях Украины. Стационарные исследования проводились в окрестностях Киева.

Отлов землероек производился преимущественно давилками Геро мелких размеров. Собранный материал обрабатывался автором в лаборатории зоологии позвоночных Киевского государственного университета.

Мы анализировали содержимое желудка и кишечного тракта. Содержимое желудков растворяли в воде, после чего все пищевые остатки выкладывали на предмет-

ное стекло и определяли. Почти весь труд по определению извлеченных из желудков остатков насекомых взял на себя В. М. Ермоленко, которому автор выражает свою искреннюю благодарность.

Было изучено содержимое 265 желудков обыкновенной бурозубки и содержимое 43 желудков малой бурозубки. Из них 37 желудков обыкновенной бурозубки из сборов 1949 г. (Черкасская область, Каневский район, о-в Заречье) были нам предоставлены Зоологическим музеем Киевского государственного университета.

Материал по сезонам распределяется следующим образом: обыкновенная бурозубка, весенний сезон (март, апрель, май) — 52 желудка; летний сезон (июнь, июль, август) — 123 желудка; осенний сезон (сентябрь, октябрь, ноябрь) — 55 желудков; зимний сезон (декабрь, январь, февраль) — 35 желудков; малая бурозубка, весенний сезон — 10 желудков, летний сезон — 22 желудка, осенний сезон — 8 желудков, зимний сезон — 3 желудка.

ПИТАНИЕ ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ

Пищу обыкновенная бурозубка добывает на поверхности земли, преимущественно в лиственной подстилке и в верхних слоях почвы, углубляясь в нее не более чем на 10 *см*. В поисках пищи обыкновенная бурозубка осматривает ходы, проложенные ею или мышевидными грызунами, часто попадает при этом в системы охотничьих ходов крота (Talpa europaea L.)

По нашим наблюдениям, обыкновенная бурозубка разыскивает пищу с помощью обоняния. Н. В. Тупикова (1949) утверждает, что обыкновенная бурозубка не чует корма далее, чем на 0,5 *см*. Действительно, при начальных наблюдениях за поведением зверька в неволе может сложиться такое впечатление, так как он зачастую проскакивает мимо корма; однако, зверек сейчас же к нему возвращается. Это объясняется скорее всего слабостью зрения, а не обоняния. При содержании бурозубок в неволе нам нередко приходилось наблюдать, как безошибочно они находили дождевых червей в земле на глубине 3—4 *см*.

Для выяснения значения обоняния при поисках пищи нами был поставлен следующий опыт. Мы прикрепляли жука к нитке, а затем осторожно опускали над находящейся в террариуме землеройкой. Когда жук находился на расстоянии 5 *см* от землеройки, она начинала проявлять сильное беспокойство, кружась на одном месте, а затем, подняв хоботок, подпрыгивала, пытаясь схватить жука. Таким образом, можно сказать, что обоняние при поисках пищи у обыкновенной бурозубки имеет немаловажное значение. Не пользуясь обонянием, обыкновенная бурозубка, при ее огромной прожорливости, в зимнее время, когда большинство беспозвоночных теряют подвижность и находятся в земле или в лиственной подстилке, не могла бы обеспечить себя пищей.

По нашим наблюдениям, суточный рацион пищи обыкновенной бурозубки в условиях неволи значительно выше ее собственного веса. Как указывает Н. В. Тупикова (1949), суточная потребность в пище у этой землеройки в 1,5 раза больше ее собственного веса. Такая прожорливость вызывается быстротой переваривания пищи. В. А. Попов, Н. П. Воронов и Т. М. Кулаева (1950) указывают, что с момента поедания пищи и до выделения каловых масс проходит всего 30—80 мин. Об этом говорят и незначительные перерывы между приемами пищи.

Основной пищей обыкновенной бурозубки служат беспозвоночные, но иногда она поедает и позвоночных животных, чаще всего — лягушек. В осенне-зимний период нам нередко приходилось находить лежавших под листвой и на снегу, покрытом следами землероек, наполовину съеденных остромордых лягушек (Rana terrestris Andr.)

Растительные остатки при анализе желудков и кишечных трактов встречаются довольно часто. Однако их попадание в пищевой комок бывает и случайным. Так, нередко в желудках землероек мы находили кусочки сухой листвы, сухих стеблей растений и мелкие корешки, которые, очевидно, захватываются вместе с пищей. Но иногда встречаются и зеленые вегетативные части растений. Мы обнаружили зеленые вегетативные части растений в 5 случаях; четыре из них относятся к зимнему периоду. В одном желудке (осенний сезон) был обнаружен мицелий гриба.

В литературе приводятся факты поедания обыкновенной бурозубкой семян различных растений. Некоторые авторы даже считают, что она причиняет значительный вред лесному хозяйству. Так, В. А. Попов, Н. П. Воронов и Т. М. Кулаева (1950), анализируя питание обыкновенной бурозубки, установили, что в осенний сезон семена липы составляют 25% рациона. В условиях Украины за все время наблюдений был зафиксирован лишь один случай поедания семян, хотя материал собирался в самых разнообразных местообитаниях.

Основную массу содержимого желудков (табл. 1) обыкновенной бурозубки на протяжении года составляют жуки (74,3% встречаемости), частота нахождения их в желудках более чем в 4 раза превосходит все остальные корма. Особенно большое значение жуки приобретают в зимний период. Из них наибольшее значение в питании имеют представители семейства Carabidae преимущественно мелких размеров, на втором месте стоят представители семейства Curculionidae.

В различные сезоны, помимо жуков, имеют большое значение и другие корма. В весенний сезон обыкновенная бурозубка в большом количестве поедает полужесткокрылых. В летний сезон высокий процент встречаемости приходится на долю дву-

Таблица 1

Состав пищи малой бурозубки

№ п/п	Вид пищи	Весна		Лето		Осень		Зима		Годовой баланс	
		число экз.	% встре-чаемо-сти	число экз.	% встре-чаемо-сти	число экз.	% встре-чаемо-сти	число экз.	% встре-чаемо-сти	число экз.	% встре-чаемо-сти
1	Lumbricidae	6	11,4	11	8,8	2	3,6	2	5,6	21	7,70
2	Gastropoda	4	7,6	2	1,6	4	7,2	11	19,6	21	6,30
3	Crustacea	—	—	1	0,8	—	—	—	—	1	0,37
4	Araneida	11	19,0	15	12,0	9	12,6	27	47,6	62	18,1
5	Acarina	—	—	2	1,6	2	1,8	2	5,6	6	1,80
6	Myriopoda	1	1,9	4	1,6	—	—	2	5,6	7	1,80
7	Collembola	—	—	—	—	—	—	5	11,2	5	1,50
8	Odonata	2	3,8	3	2,4	—	—	—	—	5	1,80
9	Aphididae	—	—	1	0,8	1	1,8	1	2,8	3	1,10
10	Homoptera	—	—	4	2·4	2	3,6	3	8,4	9	2,20
11	Pentatomidae	1	1,9	1	0,8	1	1,8	—	—	3	1,10
12	Heteroptera	14	17,1	2	2,4	—	—	7	16,8	24	6,60
13	Bembidion sp.	—	—	14	8,8	—	—	—	—	14	4,00
14	Carabidae	15	24,7	27	13,6	16	14,4	20	42,0	78	19,60
15	Dytiscidae	1	1,9	6	4,8	—	—	3	8,4	10	3,70
16	Staphylinidae	—	—	1	0,8	2	3,6	11	19,6	14	3,70
17	Elateridae	—	—	1	0,8	1	1,8	—	—	2	0,74
18	Chrysomelidae	1	1,9	2	1,6	1	1,8	5	14,0	9	3,30
19	Polydrosus sp.	—	—	2	0,8	2	1,8	—	—	4	0,74
20	Curculionidae	10	13,3	13	8,0	12	14,4	3	8,4	38	17,30
21	Coleoptera	32	51,3	79	57,1	33	52,2	23	58,8	157	54.0
22	Coleoptera (личинки)	5	3,8	7	1,6	2	3,6	—	—	14	2,20
23	Chalcididae	1	1,9	—	—	—	—	2	5,6	3	1,10
24	Formicidae	5	5,7	16	7,2	8	10,8	1	2,8	30	7,00
25	Hymenoptera	2	3,8	6	4,0	5	7,2	7	16,8	20	6,30
26	Tipulidae	2	3,8	2	1,6	—	—	1	2,8	5	1,80
27	Tipulidae (яйца)	—	—	—	—	190	1,8	—	—	190	0,37
28	Bibionidae (личинки)	—	—	123	5,6	—	—	—	—	123	2,60
29	Tendipedidae (личинки)	—	—	30	0,8	—	—	15	2,8	45	0,74
30	Muscidae	—	—	5	2,4	—	—	2	2,8	7	1,50
31	Diptera	12	17,1	16	12,0	4	7,2	7	16,8	39	12,70
32	Diptera (яйца)	—	—	—	—						
33	Diptera (ли-				—	221	1,8	—	—	221	0,37
	чинки)	10	1,9	—	—	—	—	—	—	10	0,37
34	Pyralididae (личинки)	—	—	6	0,8	—	—	—	—	6	0,37
35	Lepidoptera	—	—	1	0,8	1	1,8	1	2,8	3	1,10
36	Lepidoptera (личинки)	—	—	5	2,4	—	—	2	5,6	7	1,80
37	Insecta	7	13,3	24	19,2	6	10,8	1	2,8	38	14,00
38	Insecta (личинки)	2	3,8	15	5,6	9	12,6	3	5,6	29	6,60
39	Insecta (яйца)	—	—	—	—	3	1,8	—	—	3	0,37
40	Perlidae	—	—	1	0,8	—	—	—	—	1	0,37
41	Lacerta agilis	—	—	1	0,8	—	—	—	—	1	0,37
42	Перо птицы	1	1,9	—	—	—	—	—	—	1	0,37
	Число желудков	52		123		55		35			

крылых, а в осенний сезон — перепончатокрылых. Большое значение в зимнем питании обыкновенной бурозубки имеют пауки, а также перепончатокрылые, двукрылые и моллюски.

Как видно из табл. 2, картина питания в августе 1954 г. значительно отличается от таковой в августе 1953 г., хотя мы добыли землероек не только в одном местообитании, но даже в одном и том же месте. Так, в 1953 г. процент встречаемости личинок и дождевых червей был равен 47,3, а в 1954 г.— всего 14,1; но в 1954 г. возрос процент встречаемости жуков (в августе 1953 г. он был равен 51,6, а в 1954 г.— 65,8).

Таблица 2

Изменение состава пищи обыкновенной бурозубки в одном местообитании в зависимости от метеорологических условий

№ п/п	Вид пищи	Август 1953 г.		Август 1954 г.	
		число экз.	% встречаемости	число экз.	% встречаемости
1	Lumbricidae	3	12,9	2	9,4
2	Araneida	6	25,8	2	9,4
3	Pentatomidae	—	—	1	4,7
4	Carabidae	2	8,6	7	23,5
5	Staphylinidae	1	4,3	—	—
6	Elateridae	1	4,3	—	—
7	Chrysomelidae	2	8,6	—	—
8	Curculionidae	2	8,6	—	—
9	Coleoptera	11	43,0	13	56,4
10	Hymenoptera	—	—	2	9,4
11	Bibionidae (личинки)	123	30,1	—	—
12	Tendipedidae (личинки)	30	4,3	—	—
13	Diptera	—	—	4	14,1
14	Pyralididae (личинки)	6	4,3	—	—
15	Lepidoptera (личинки)	1	4,3	3	4,7
16	Insecta	11	47,3	6	28,2
17	Insecta (личинки)	4	4,3	—	—
	Число желудков	23		21	

Таблица 3

Состав пищи обыкновенной бурозубки в географически отдаленных друг от друга районах

№ п/п	Вид пищи	Черкасская область, о-в Заречье; июль 1949 г. S. a. araneus L.		Окрестности г. Херсона, о-в Большой Потемкинский; июль 1953 г. S. a. peucinius Thom.	
		число экз.	% встречаемости	число экз.	% встречаемости
1	Lumbricidae	—	—	2	6,6
2	Gastropoda	—	—	1	3,3
3	Crustacea	1	2,7	—	—
4	Araneida	1	2,7	5	16,5
5	Acarina	2	5,4	—	—
6	Myriopoda	4	5,4	—	—
7	Odonata	—	—	3	9,9
8	Aphididae	1	2,7	—	—
9	Homoptera	2	5,4	3	6,6
10	Heteroptera	1	2,7	2	6,6
11	Bembidion sp.	—	—	14	33,0
12	Carabidae	9	16,2	4	9,9
13	Dytiscidae	3	8,1	3	9,9
14	Curculionidae	9	16,2	—	—
15	Coleoptera	2	2,7	2	6,6
16	Formicidae	10	16,2	1	3,3
17	Hymenoptera	2	2,7	1	3,3
18	Tipulidae	—	—	1	3,3
19	Muscidae	1	2,7	1	3,3
20	Diptera	9	24,3	—	—
21	Lepidoptera	1	2,7	—	—
22	Lepidoptera (личинки)	1	2,7	—	—
23	Insecta	2	5,4	2	6,6
24	Insecta (личинки)	8	10,8	2	6,6
25	Perlidae	—	—	1	3,3
26	Lacerta agilis	1	2,7	—	—
	Число желудков	37		30	

Состояние кормовой базы хорошо характеризует и тот факт, что в 1953 г. в 23 желудках насчитывалось 203 животных, а в 1954 г. в 21 желудке — всего 40. Такие резкие изменения в питании обыкновенной бурозубки произошли в результате сильной засухи, которая в 1954 г. охватила почти всю территорию Украины, что не преминуло отразиться на численности беспозвоночных.

Из табл. 3 видно, что питание обыкновенной бурозубки подвержено и географическим изменениям. Хотя встречаемость основных кормов (жуки) не подвергается особенно большим колебаниям, но видовой состав их несколько меняется. Так, на о-ве Заречье (июль 1949 г.) процент встречаемости жуков был равен 89,1 на о-ве Большой Потемкинский (июль 1953 г.) — 95,7; но во втором случае процент встречаемости представителей только рода Bembidion (Carabidae) равен 33, что характерно лишь для данного района. Значительные расхождения наблюдаются во встречаемости второстепенных кормов. Так, двукрылые и перепончатокрылые в первом районе (июль 1949 г.) встречаются в желудках обыкновенной бурозубки более чем в три раза чаще, чем во втором районе (июль 1953 г.).

Различия в питании двух подвидов обыкновенной бурозубки мы склонны объяснять тем фактом, что в желудках землероек с о-ва Большой Потемкинский встречаются, как правило, ночные насекомые. Приводимый факт находится в прямой зависимости от суточной активности дунайской бурозубки (S. a. peucinius Thom.) на этом острове, которая здесь, в связи с большой инсоляцией, днем почти не бывает активной.

ПИТАНИЕ МАЛОЙ БУРОЗУБКИ

Малая бурозубка передвигается по поверхности земли под слоем опавшей листвы, в густой траве или по горизонтально размещенным стеблям травянистых растений. Тут же она добывает пищу, состоящую из разнообразных членистоногих. Позвоночных животных и растительные элементы в желудках малой бурозубки мы не встречали (табл. 4).

Таблица 4

Состав пищи малой бурозубки

№ п/п	Вид пищи	Весна		Лето		Осень		Зима		Годовой баланс	
		число экз.	% встречаемости	число экз.	% встречаемости	число экз.	% встречаемости	число экз.	% встречаемости	число экз.	% встречаемости
1	Araneida	3	30	1	4,5	2	25,0	1	33,3	7	16,1
2	Acarina	1	10	1	4,5	1	12,5	—	—	3	6,9
3	G. gryllotalpa	—	—	1	4,5	—	—	—	—	1	2,3
4	Aphididae	—	—	—	—	—	—	1	33,3	1	2,3
5	Homoptera	—	—	1	4,5	—	—	1	33,3	2	4,6
6	Heteroptera	—	—	1	4,5	—	—	1	33,3	2	4,6
7	Carabidae	3	30	2	9,0	2	25,0	1	33,3	7	16,1
8	Hoplia sp.	—	—	2	4,5	—	—	—	—	2	2,3
9	Bruchidae	—	—	1	4,5	—	—	—	—	1	2,3
10	Curculionidae	—	—	1	4,5	—	—	—	—	1	2,3
11	Coleoptera	6	60	19	72,0	7	87,5	2	66,6	32	71,3
12	Chalcididae	1	10	—	—	1	12,5	1	33,3	3	6,9
13	Formicidae	—	—	2	9,0	—	—	—	—	2	4,6
14	Hymenoptera	—	—	2	9,0	3	25,0	—	—	5	9,2
15	Fungivoridae	—	—	—	—	1	12,5	—	—	1	2,3
16	Stratiomyidae	—	—	1	4,5	—	—	—	—	1	2,3
17	Tripetidae	2	10	—	—	—	—	—	—	2	2,3
18	Muscidae (личинки)	2	10	1	4,5	—	—	—	—	3	4,6
19	Diptera	4	30	1	4,5	2	25,0	—	—	7	13,8
20	Lepidoptera (личинки)	—	—	—	—	1	12,5	—	—	1	2,3
21	Insecta	—	—	1	4,5	—	—	—	—	1	2,3
	Число желудков	10		22		8		3			

Как видно из приведенных данных, питание малой бурозубки состоит исключительно из членистоногих. На протяжении года доминирующее значение в питании этой землеройки имеют жуки.

В заключение необходимо отметить, что основной пищей землероек служат насекомые, большинство из которых являются вредителями сельского и лесного хозяйства. Как правило, землеройки в первую очередь поедают наиболее доступные и многочисленные группы насекомых, поэтому в случае массового размножения насекомых-вредителей, доступных для землероек, они смогут принести немалую пользу в деле сокращения их численности.

ЛИТЕРАТУРА

Воскресенский Б. В., 1943. Эпизоотология туляремии, в сб. «Туляремийная инфекция», Медгиз.

Дунаева Т. Н., 1954. Экспериментальное исследование туляремии у диких животных (грызунов, хищных и насекомоядных) как основа изучения природных очагов этой инфекции, Зоол. журн., т. XXXIII, вып. 2.

Дунаева Т. Н., Олсуфьева Н. Г. и Цветков Е. М., 1949. О восприимчивости к туляремии обыкновенной землеройки и куторы, Зоол. журн., т. XXVIII, вып. 1.

Лавров Н. П., 1943. К биологии обыкновенной землеройки, Зоол. журн., т. XXII, вып. 6.

Межжерін В. О., 1954. Біологія і господарське значення бурозубки звичайної (Sorex araneus L.) на території УРСР, Студентські наукові, праці, XIV, Біологія, Київський держ. університет.

Олсуфьев Н. Г. и Дунаева Т. Н., 1950. О восприимчивости к туляремии некоторых видов насекомоядных, Зоол. журн., т. XXIX, вып. 1.

Попов В. А., Воронов Н. П. и Кулаева Т. М., 1950. Очерки по экологии землероек Раифского леса Татарской АССР, Изв. Казанск. филиала АН СССР, сер. биол и с.-х. наук, вып. 2.

Тупикова Н. В., 1949. Питание и характер суточной активности землероек средней полосы СССР, Зоол. журн., т. XXVIII, вып. 6.

Фолитарек С. С., 1940. К биологии обыкновенной землеройки (Sorex araneus L.), Зоол. журн., т. XIX, вып. 2.

Формозов А. Н., 1948. Мелкие грызуны и насекомоядные Шарьинского района Костромской области, Матер. к позн. фауны и флоры СССР, нов. сер., отд. зоол., вып. 17.

ON FEEDING HABITS OF SOREX ARANEUS L. AND S. MINUTUS L.

V. A. MEZHZHERIN

Chair of Zoology, Sumy State Pedagogical Institute

Summary

The study of feeding habits of Sorex araneus and S. minutus was carried out in Zaporozhye, Kiev, Kirovograd, Sumy, Kharkov, Kherson, Cherkassy and Chernigov regions of the Ukraine in 1952—1955.

Stomach contents of 265 S. araneus and of 43 S. minutus were analysed in all. The smell is of importance for S. araneus when searching for food. Its main food are Invertebrates but sometimes Vertebrates become its pray, whereas vegetative elements are of minor importance.

All the year round the main mass of the stomach contents of S. araneus consists of beetles. Percentage of their occurrence in stomachs outvalues all other foods more than four times. Other foods, besides beetles, may be of considerable importance during different seasons.

Adverse meteorological conditions drastically affect food composition. Feeding of S. araneus is also affected by geographical changes. Main foods (beetles) do not undergo very great quantitative changes but their species composition somewhat alters. Foods of minor importance undergo considerable quantitative changes.

The food of S. minutus consists only of Arthropods. All the year round beetles are its prevalent food.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1958, том XXXVII, вып. 6

РЕЦЕНЗИИ

ТРУДЫ БЮРО КОЛЬЦЕВАНИЯ, вып. IX. Упр. по заповедникам и охотничьему хоз-ву Главн. упр. лесного хоз-ва и полезащитн. лесоразведения Мин-ва сельск. хоз-ва СССР, М., 1957, 319 стр., бесплатно.

Сборник начинается составленной Т. П. Шеваревой сводной таблицей кольцевания птиц за 1925—1954 гг., дающей ясное представление о видовом и возрастном (отчасти и половом) составе помеченных в СССР птиц по годам. Особенно отрадно резкое увеличение объема кольцевания в последние годы. Так, с 1925 по 1934 г. было окольцовано около 45 600 птиц, а в 1954 г. — 122 000. Всего за эти годы окольцовано 678 550 птиц, относящихся к 392 видам. Большинство видов кольцевалось в очень небольшом количестве (единицы или десятки особей), лишь немногие виды метились в значительном числе (озерная чайка — около 29500, черноголовая чайка — свыше 80 000, кряква — 17 000, грач — 19 000, скворец — 24 000, большая синица — 23 000, мухоловка-пеструшка — более 41 000, береговая ласточка около 10 500 и т. п.). Публикация подобных сводных статистических материалов крайне полезна. К сожалению, составитель не прокомментировал эти материалы. В частности, из приведенных данных отчетливо видна необходимость плановой организации массового кольцевания и повторных отловов в ряде пунктов отдельных, специально выбранных видов при обязательном продолжении и расширении кольцевания всех доступных видов. Следует надеяться, что Бюро кольцевания и недавно созданный Совет по изучению миграций смогут организовать дальнейшее развертывание работ в этом направлении.

Ю. А. Исаков описывает сезонные миграции серых цапель, преимущественно популяции, гнездящейся на Рыбинском водохранилище (218 возвратов, из других районов — 233 возврата колец). Кочевки молодых после вылета из гнезд проходят в основном по четырем направлениям (север, северо-запад, юго-запад, юго-восток), отчасти определяемым и местоположением колоний. Зимует эта популяция в Нижнем Египте; некоторые птицы пересекают Сахару и достигают даже Ганы. Весной часть годовалых птиц возвращается на места гнездования, а большая часть, видимо, задерживается на лето на месте зимовок (Западная Африка) или в промежуточных районах. Очень интересна попытка автора показать особенности размещения географических популяций серых цапель Западной Европы и Европейской части СССР в пределах зимней части ареала; наглядно показана приуроченность каждой популяции к определенным зимовкам при одновременном рассеивании части птиц из одного и того же географического района.

С. М. Семенов и Б. В. Сабиневский характеризуют сезонное размещение и миграции морского голубка по данным кольцевания (809 возвратов колец) и визуальных наблюдений в районе Черноморского заповедника. Птицы старше 3—4 лет составляют менее 10% всех встреч; окольцованные птицы старше 5,5 лет не встречены. Авторы справедливо указывают, что это объясняется не только общим снижением количества старых птиц в популяции, но и потерей колец, разрушающихся под действием морской воды. Однако конкретных данных, указывающих, на какой год (или годы) кольца приходят в негодность, не приводится. Подобные указания, также без конкретных материалов, есть и в отечественной (Исаков, 1955; Шеварева, 1955, и др.) и в зарубежной литературе. Следовало бы поставить специальные опыты и выяснить продолжительность сохранности колец. Подобные данные крайне необходимы для оценки материалов кольцевания, особенно морских птиц, и для изыскания более прочного металла для колец. Материал статьи С. М. Семенова и Б. В. Сабиневского может служить примером целесообразности сочетания кольцевания и визуальных наблюдений при выяснении особенностей сезонного размещения птиц. У нас до сих пор мало занимаются разработкой методики индивидуального мечения, позволяющей «узнавать» помеченную особь на расстоянии. Подобное мечение (например, окраска оперения, цветные кольца, метки и т. д.) намного повысило бы эффективность визуальных наблюдений.

Интересна заметка Н. Н. Бакеева, О. И. Скалон и Ю. Д. Чугунова, обнаруживших в августе 1954 г. на одном из островов оз. Маныч-Гудило (на границе Ставропольского края и Ростовской области) погибшую колонию морских голубков.

С. М. Успенский на основании новых возвратов колец уточняет и дополняет прежние данные (Дементьев, 1947, 1948) о сезонном размещении и миграциях скандинавского подвида серебристой чайки. Е. Н. Теплова обработала новые данные по кольцеванию свиязи (170 возвратов колец). В отличие от ряда других видов уток у свиязи,

видимо, нет постоянства мест линьки. Приводятся интересные факты абмиграций: окольцованные птенцами в Исландии свиязи добыты на гнездовье в СССР. По материалам кольцевания В. Д. Треус описывает сезонное размещение и миграции серой утки (202 возврата) широконоски (167 возвратов).

Особенности сезонного размещения и некоторые черты биологии скворца, установленные путем кольцевания, изложены в статье В. М. Поливанова. Например, выяснено, что у прибалтийской (литовской) популяции длина миграционного пути около 2000 *км*, а у птиц из Дарвиновского заповедника — около 3600 *км*; у последних разлет на зимовку идет под более широким углом. У близких популяций области пролета и зимовок могут перекрываться. Утверждение автора, что в ряде случаев они могут не иметь общих точек соприкосновения, требует проверки и, вероятно, объясняется отсутствием материала из промежуточных областей. Явно недостаточно у автора материала и для предпринятой им попытки разделения популяций скворцов Европейской части СССР по направлениям пролета.

Г. Н. Лихачев, обработав все материалы Бюро кольцевания и использовав обширные литературные данные, в какой-то степени подводит итог длительной дискуссии об оседлости и миграциях большой синицы. Автор полагает, что взрослые птицы на территории Европейской части СССР ведут оседлый образ жизни, вне периода размножения совершая лишь кочевки, характер которых определяется географическими и климатическими условиями. Молодые синицы совершают более дальние перемещения. В статье справедливо указывается на необходимость дальнейших исследований по размещению больших синиц и их перемещений. До сих пор, несмотря на относительно большой объем кольцевания (15 000 птенцов), ни одна из птиц, окольцованных птенцом, не найдена на гнездовании. Поэтому вопросы формирования и обновления местных популяций остаются совершенно неясными. Автор совершенно обходит вопрос о крайне низких процентах возврата колец у больших синиц даже при организации повторных отловов.

Э. Я. Тауриньш приводит материалы по кольцеванию дроздов: рябинника, певчего и белобровика, черного, дерябы. М. Н. Лебедева сообщает обо всех сведениях по куликам (17 видов), скопившихся в Бюро кольцевания; наиболее многочисленны встречи окольцованных чибисов. А. Ю. Йыги описывает некоторые результаты весенних полевых наблюдений 1952—1955 гг. в Прибалтике на орнитологической станции Пухту (Эстонская ССР) над пролетом чернозобой и краснозобой гагар, морянки, синьги и турпана. К статье приложена составленная Т. П. Шеваревой сводка данных по кольцеванию чернозобой гагары, из которой видно, что окольцованные весной в Прибалтике гагары в период размножения встречены в северной полосе СССР на восток до дельты р. Лены, а осенью и зимой — в районе северного побережья Черного моря.

А. Г. Банников и П. П. Тарасов сообщают оригинальные сведения о распространении, биотопическом размещении, питании и некоторых чертах биологии размножения огаря (красной утки) в Монголии. Эта интересная статья по своему содержанию выпадает из общего направления рецензируемого сборника.

Из изложенного выше видно, что содержание рецензируемого выпуска трудов Бюро кольцевания достаточно широко продолжает общее направление предыдущих выпусков и представляет несомненный интерес для широкого круга зоологов. Отрадно, что выпуски стали выходить в свет более регулярно (выпуск VII вышел в 1948 г., выпуск VIII — в 1955). Необходимо, чтобы выпуски выходили каждый год.

Хорошо, что все статьи, опирающиеся на материалы по кольцеванию, снабжены сводками возвратов колец. Это позволяет не только более полно оценить выводы авторов, но и дает возможность читателю использовать ряд фактических данных для своих работ. Очень жаль, что в некоторые сводки (скворец) не включены повторные отловы на местах кольцевания. К сожалению, как и в прошлых выпусках, многие статьи (Семенов и Сабиневский, Исаков и др.) трудно читаются из-за отсутствия иллюстративного материала (карты, схемы). Есть и отдельные, правда, очень немногочисленные, фактические ошибки: например, на стр. 133 говорится о «...первом и втором пуховых нарядах» птенцов морского голубка, тогда как известно, что у всех чаек, включая и морского голубка, первый (и единственный) пуховой наряд сменяется перьевым птенцовым (или гнездовым) нарядом.

Хотелось бы, чтобы в трудах Бюро кольцевания более отчетливо ставились методические и программные вопросы, связанные с расширением и улучшением применения индивидуального мечения при изучении экологии наземных позвоночных животных. Например, в некоторых статьях рецензируемого выпуска (Теплова, Треус и некоторые другие) указывается ряд недостатков в кольцевании уток: кольцуются в немногих пунктах преимущественно взрослые линные птицы, в мизерных количествах метятся птенцы и т. п. Подобные и некоторые другие недостатки отмечались и раньше (Теплов и Карташев, 1956). Более широкий и всесторонний анализ недостатков кольцевания, опубликованный в трудах Бюро кольцевания, несомненно, привлек бы внимание широких кругов зоологов и способствовал бы улучшению и развитию кольцевания. Такое же значение имело бы и публикование статей, освещающих новые аспекты использования индивидуального мечения (например, для изучения межвидовых и внутривидовых отношений и т. п.). Несомненный интерес для научной общественности представляла бы хотя краткая информация о деятельности Совета по изучению миграций; надо полагать, что это помогло бы и работе Совета.

Н. Н. Карташев

ТРУДЫ СРЕДНЕАЗИАТСКОГО НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОГО ПРОТИВОЧУМНОГО ИНСТИТУТА, вып. 3, Казахск. гос. изд-во, Алма-Ата, 1956, 184 стр.

С 1951 по 1957 гг. Среднеазиатский противочумный институт издал три выпуска научных трудов. Очередной, опубликованный в 1957 г.[1], третий выпуск трудов целиком посвящен результатам зоологических работ, проведенных как зоологами самого института, так и сотрудниками его периферийных станций и отделений. Хорошо изданная книга объемом в 184 стр. большого формата содержит материалы по фауне, географическому распространению и стациальному распределению грызунов отдельных территорий (восемь статей), экологии некоторых видов (шесть работ), усовершенствованию методики учета численности (пять статей), разработке новых способов истребления грызунов и процессам восстановления численности зверьков на затравленных площадях (семь работ). В целом выпуск весьма интересен и хорошо отражает основные направления исследований большого и энергично работающего коллектива зоологов Средне-Азиатского противочумного института.

Переходим к краткому обзору статей. Сборник начинается работой С. Н. Варшавского и М. Н. Шилова «Эколого-географические особенности распространения и территориального распределения большой песчанки в Северном Приаралье». В ней, на основании чрезвычайно больших и тщательно выполненных исследований по учету численности больших песчанок, дан очерк распространения, зональных и стациальных особенностей территориального размещения этого вида в Приаралье. Приложенная карта количественного распределения больших песчанок по достоверности материалов, положенных в ее основу, не имеет себе равных в советской экологической литературе.

В статье Е. П. Бондаря «Материалы по млекопитающим пустыни Бетпак-Дала и юго-западной части Казахского нагорья» и статьях В. Н. Привалова «О стациальном распределении грызунов центральных Кызыл-Кумов» и «К вопросу о стациальном размещении грызунов Ферганской долины» приведены сведения о фауне, географическом распространении и стациальном распределении грызунов некоторых слабо изученных территорий. В частности, в Центральных Кызыл-Кумах оказался весьма обычным тушканчик Бобринского, описанный в 1937 г. и известный до настоящего времени всего по двум экземплярам. К сожалению, в работе о грызунах Кызыл-Кумов не приведена карта, что затрудняет использование полученных автором данных.

А. С. Бурделов и М. Н. Леонтьева сообщают новые данные о распространении большой, краснохвостой, полуденной и гребенщиковой песчанок на северном побережье оз. Балхаш. С. С. Соколов приводит сведения о численности некоторых грызунов пустыни Бетпак-Дала в 1952 г., сопоставляя их с данными 1950 г., изложенными в статье Е. П. Бондаря. В кратких заметках Ю. В. Руденчик сообщает о находке пяти туркменских тушканчиков в Кара-Калпакской АССР в Кызыл-Кумах, Ю. А. Дубровский описывает распространение европейской рыжей полевки в северной части Актюбинской области.

Переходя к экологическим работам, прежде всего остановимся на статье А. С. Бурделова «К вопросу о причинах многолетних изменений численности большой песчанки». Автор провел сравнительный анализ изменений абиотических и биотических факторов и внутрипопуляционных отношений у больших песчанок и сопоставил их с многолетними изменениями численности этого зверька. А. С. Бурделов пришел к выводу, что основным фактором, определяющим изменения численности больших песчанок, служат осадки холодного периода (октябрь — май). Однако ряд приведенных в статье данных заставляет сомневаться в столь упрощенном объяснении причин, определяющих изменение численности больших песчанок. Понимание статьи затруднено тем, что у четырех из пяти имеющихся в ней рисунков перепутаны подписи.

Е. С. Шилова приводит результаты вскрытия 4222 экз. краснохвостой песчанки, добытых в Приаралье в течение 1947—1953 гг. Показан сезонный ход размножения, особенности размножения в различные годы и на разных территориях. Работа Е. В. Ротшильда «Ландшафтные типы колоний больших песчанок в северных Кызыл-Кумах» посвящена описанию характерных черт строения нор больших песчанок в различных биотопах. Язык работы настолько плох, что нередко затрудняет понимание сути написанного. Также плохи и иллюстрации, перегруженные ненужными деталями и подробностями, лишь затемняющими основной смысл рисунка.

И. И. Стогов показал, что в некоторые годы у полуденных и краснохвостых песчанок в естественных условиях регулярно наблюдается каннибализм. В статье Д. И. Бибикова, Л. В. Жирнова и В. П. Куликовой «Сезонные изменения наземной активности и внутрипопуляционного контакта серых сурков в Тянь-Шане» разобраны сезонные особенности наземной активности, подвижности, частоты посещения нор и других сторон поведения сурка. Ф. Д. Тристан и Л. Н. Классовский приводят результаты зимней раскопки зимовочной норы серого сурка.

Среди работ по усовершенствованию методики учета численности грызунов наиболее интересна статья В. С. Петрова, Б. М. Касаткина, Д. И. Бибикова, В. Б. Чекалина «Изучение закономерностей распределения и численности грызунов с помощью

---

[1] На обложке, титульном листе и в начале каждой статьи указан 1956 г. Однако из выходных данных следует, что сборник трудов был подписан к печати 18 января 1957 г. и, следовательно, фактически труды опубликованы лишь в 1957 г. Подобная путаница затрудняет составление библиографических указателей и целиком лежит на ответственности редактора выпуска.

самолета». В ней дан краткий обзор советских работ по учету численности животных с самолета, описана техника «воздушного» учета нор грызунов, способы записей получаемых результатов и приведены некоторые примеры аэровизуального картирования поселений грызунов. Содержание статьи могло бы сильно выиграть, если бы авторы сделали краткий обзор иностранных работ по применению авиации для учетов численности наземных животных. Вызывает недоумение отсутствие в списке литературы и ссылок в тексте на единственную опубликованную в СССР работу, специально посвященную учету численности грызунов с самолета (Шилов и Беседин, 1954).

Б. М. Касаткин описывает конструкцию и способ использования специального прибора — «линейного счетчика», значительно упрощающего техническую сторону учетов численности большой песчанки с самолета. В статье Б. М. Касаткина, Ю. В. Руденчика, И. И. Стогова «Новый вариант линейно-маршрутного метода учета численности больших песчанок» описано усовершенствование одного из способов учета, облегчающее процесс проведения учетных работ.

Д. И. Бибиков в статье «Маршрутный способ учета численности сурков» предлагает метод, заключающийся в визуальном подсчете зверьков в часы их наибольшей активности на маршруте, проходящем поперек складок рельефа. Приведены поправочные коэффициенты, позволяющие избежать ошибок, возникающих в результате сезонных изменений наземной активности сурков.

«Опыт учета сурков с автомобиля» описывает П. П. Тарасов и В. А. Хрусцилевский. Я полностью согласен с необходимостью широкого внедрения в практику относительного учета численности сурков на автомобильных маршрутах. Однако предлагаемый пересчет полученных данных на единицу площади мало обоснован. Авторам, долго работавшим в Забайкалье, следовало бы упомянуть о широком использовании относительного учета численности сурков с автомобиля, примененном в 1940 г. для определения эффективности истребления этих зверьков Борзинским противочумным отделением.

С целью удешевления работ по истреблению больших песчанок в Приаралье Б. Д. Беседин и И. М. Заерко предлагают использовать в качестве приманочного продукта кусочки веток терескена. В опыте зверьки хорошо поедали зеленые приманки из этого растения. Удалось получить удовлетворительные результаты истребления больших песчанок с помощью отравленных фосфидом цинка терескеновых приманок на площади в 300 *га*. Аналогичные опыты по использованию в качестве приманки зеленых частей терескена, саксаула и лебеды провела в Южном Прибалхашье П. И. Ратникова. Борьба с большой песчанкой с помощью отравленных приманок из диких растений дала весьма пестрые результаты. В различных опытах процент гибели зверьков колеблется от 12,5 до 91.

Авторы обеих статей весьма оптимистично оценивают возможность замены зерна зелеными частями диких растений и предлагают проведение широких опытов по истреблению больших песчанок зелеными приманками. К сожалению, ими совершенно не использована литература по оценке применения приманок из диких растений в борьбе с большой песчанкой (Беляев, 1932; Траут, 1933; Камбулин, 1941; Траут и Гамов, 1941, и др.) и другими видами грызунов. Из-за этого остается неясной степень новизны опубликованных материалов. Не указано, что основным недостатком приманок из диких растений является крайняя нестандартность их качества, зависящая от фаз вегетации и конкретных условий произрастания отдельных растений.

В статье Б. Д. Беседина, Я. Т. Журбы, А. И. Камышева изложены результаты работ по истреблению желтого суслика с помощью отравленных овощных приманок. Средняя эффективность истребления зверьков приманкой из свеклы с фосфидом цинка составила 81% с колебаниями по отдельным участкам от 60 до 100%. Эти данные показывают реальную возможность борьбы с желтым сусликом при помощи овощных приманок.

В статье «Опыт истребления серых сурков цианилавом путем затравки только видимых зверьков» Г. В. Яковлев показал, что при подобном способе истребления без существенного снижения эффективности борьбы было достигнуто значительное повышение производительности труда и снижение стоимости работ за счет экономии яда.

Две статьи посвящены процессам восстановления численности сурков на затравленных площадях. В работе Д. И. Бибикова и Н. М. Жирновой «О проведении сурков, сохранившихся после истребления» показано, что выжившие после истребительных работ одиночные сурки распределяются по территории более или менее равномерно. Затем зверьки покидают свои норы и объединяются в новые семьи, располагающиеся поблизости друг от друга. Через 2—3 года образуются новые поселения, состоящие из изолированных групп жилых бутанов. Эти поселения концентрируются в наиболее удобных местообитаниях — нижних частях балок. Сохранившиеся на следующий после истребления год сурки размножаются слабее обычного, что связано с разрушением существовавших семей и одиночной зимовкой, в результате которой понижается упитанность зверьков.

А. С. Шарец, С. А. Берендяев, Л. В. Красникова, Д. Ф. Тристан показали, что при истреблении сурков на небольших участках (3000 *га*), расположенных среди сплошных поселений, численность зверьков восстанавливается в течение ближайших 2—3 лет. На крупных массивах восстановление популяции сурков идет медленнее, достигая через 4 года после истребления 34% исходного поголовья, и через 6 лет — 66% в центре и 78% по краям затравленного массива.

В статье В. П. Хрусцелевского «О сплошной дератизации городских и сельских населенных пунктов» в популярной форме изложены основные организационные принципы и техника истребления грызунов в населенных пунктах. В статье нет ничего принципиально нового по сравнению с действующими официальными «Основными положениями к организации обязательных мероприятий по борьбе с мышевидными грызунами в поле, в населенных пунктах, на железнодорожном и водном транспорте». Эти положения изданы Медгизом многотысячными тиражами («Обязательные мероприятия по борьбе с мышевидными грызунами», 1950; «Туляремия. Организационно-методические материалы», 1954; «Сборник важнейших официальных материалов по санитарным и противоэпидемическим вопросам», 1954). Поэтому вряд ли оправдан выпуск близкой им по содержанию популярной статьи, а тем более публикация ее наравне с оригинальными научными работами в Трудах института.

Коснемся некоторых недостатков, свойственных всему выпуску. Во всех 26 опубликованных в нем статьях нет ни одной ссылки на иностранные работы. В то же время ряд проблем, затронутых в сборнике (внутривидовые отношения, применение самолетов для учета численности и т. д.), интенсивно разрабатывается за границей.

Вызывает досаду неряшливость оформления. Под пятью из 26 представленных в выпуске рисунками перепутаны подписи, в ряде рисунков изображения не совпадают с условными обозначениями. В нескольких местах ссылки в тексте не соответствуют содержанию таблиц. Встречаются отдельные фразы, о смысле которых можно только догадываться. Все перечисленные недостатки могли быть легко устранены при внимательном редактировании выпуска.

В целом содержание опубликованных в сборнике статей весьма интересно. Они значительно расширяют наши сведения о фауне грызунов пустынных районов СССР, дают ряд экологических показателей, необходимых для расшифровки закономерностей эпизоотологии чумы, и намечают пути рационального оздоровления природных очагов ее. Некоторые вновь предложенные приемы учета численности грызунов, несомненно, найдут широкое применение в практике народного хозяйства. Рецензируемый выпуск трудов Среднеазиатского противочумного института является хорошим пополнением советской зоологической литературы. Хочется надеяться, что дружеская критика поможет несколько улучшить качество выпускаемой институтом печатной продукции.

В. В. Кучерук

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
1958, том XXXVII, вып. 6

ХРОНИКА

МЕЖВЕДОМСТВЕННОЕ СОВЕЩАНИЕ ПО ПРОБЛЕМЕ БОРЬБЫ С СУСЛИКАМИ

С 14 по 16 ноября 1957 г. в ВАСХНИЛ (Москва) состоялось межведомственное совещание по проблеме борьбы с сусликами в сельском хозяйстве. В нем приняли участие представители научных и производственных учреждений Министерства сельского хозяйства СССР и союзных республик, Министерства здравоохранения СССР, Министерства химической промышленности СССР, Главного управления гражданского флота при Совете Министров СССР, Управления охотничьего хозяйства и заповедников при Совете Министров РСФСР, комиссии по охране природы Академии наук СССР. На совещании заслушано 18 докладов и сообщений и принято решение, направленное на ликвидацию массовых потерь от сусликов в СССР.

Из 10 видов сусликов, встречающихся в СССР, семь видов наносят большой вред сельскохозяйственным культурам и выпасам. Это — малый (Citellus pygmaeus Pall.), крапчатый (C. suslicus Güld.), краснощекий (C. erythrogenys Brandt.), большой (C. major Pall.), длиннохвостый (C. undulatus Pall.), желтый (C. fulvus Licht.) и европейский (C. citellus L.) суслики. Общая площадь, заселенная сусликами в СССР, составляет приблизительно 80 млн. *га*; на 50 млн. *га* ощущается вред этих грызунов. Так, в Молдавской ССР таких площадей 1,2 млн *га*, в УССР и Центральной черноземной полосе — около 15 млн. *га*, в Казахстане — свыше 20 млн. *га*, в Оренбургской области, Поволжье и Предкавказье — свыше 10 млн. *га*, в Красноярском и Алтайском краях, Иркутской области и Тувинской Автономной области — свыше 3 млн. *га*, в Средней Азии — около 1 млн. *га*. Наибольшее значение имеет малый суслик, на долю которого падает более половины убытков, приносимых сусликами.

Подсчитано, что при ослаблении борьбы с сусликами хотя бы на 1—2 года потери зерна могут составить: по РСФСР — 960 тыс, *т* по УССР — 200 тыс *т*, по Молдавии — 15 тыс. *т* и по Казахстану — 80 тыс. *т*. Суммарные ежегодные потери по зерновым, кукурузе, подсолнечнику, выпасам превышают 1500 млн. руб.

С сусликами с давних пор проводится систематическая борьба при помощи хлорпикрина, цианплава и другими методами. Однако все эти методы чрезвычайно трудоемки и дороги. В последние годы, в связи с освоением целинных и залежных земель на Востоке, задача борьбы с сусликами осложнилась. В этих районах численность сусликов очень высока; они стали массовыми вредителями в таких местах, где ранее вред, наносимый ими, считался незначительным. Борьба с грызунами при помощи прежних трудоемких способов в этих районах практически невозможна.

Усилиями ряда научных коллективов, сотрудничавших с производственными учреждениями, в 1953—1954 гг. разработан и внедрен дешевый и эффективный метод борьбы с сусликами, основанный на использовании зерновых приманок, отравленных фосфидом цинка. Уже накоплен значительный опыт по использованию отравленных приманок в борьбе с различными видами сусликов в отдельных природно-хозяйственных зонах СССР. Выявлены наиболее рациональные формы организации истребительных мероприятий. Накоплены ценные данные по экономической оценке отдельных приемов борьбы с сусликами.

Обобщив накопленный опыт, совещание разработало рекомендации по подавлению массовой вредоносности сусликов в отдельных районах СССР, опирающиеся на рациональное использование комплекса приемов.

В Казахстане обычно обрабатываются приманками узкие полосы выпасов вокруг посевов и сами посевы. Эти меры несколько снижают потери урожая. Так, если до 1953 г. в Западном Казахстане суслики уничтожали ежегодно более 10% урожая зерновых, то в 1957 г. они уничтожили только 3%. Наибольшие потери отмечались в тех хозяйствах, где борьба не проводилась или проводилась с опозданием.

Однако такая система борьбы с вредителями, не затрагивающая места их резерваций на выпасах, удаленных от посевов, вызывает необходимость ежегодной обработки приманками одних и тех же участков, не снижая при этом потенциальной вредоносности грызунов. Вместе с тем в Зеленовском и Чапаевском районах Западно-Казахстанской области, где были единовременно обработаны массивы по 10 000 *га*

(1953 г.) и 80 000 *га* (1954 г.) было установлено, что восстановление численности грызунов шло медленнее. За 4 года количество сусликов возросло только до 18 особей на 1 *га*, а на необработанных участках оно составляло 68 особей на 1 *га*. Затраты на борьбу с сусликами окупились на 2000% за первые же 2 года, в которые не требовалась повторная обработка. Восстановление численности сусликов в первые 2 года после обработки идет преимущественно не за счет размножения сохранившихся особей, а за счет вселения молодняка (приплод данного года). Отмечается вторичная концентрация грызунов вблизи посевов. Все это позволяет рекомендовать такую организацию истребительных работ, при которой одновременно обрабатываются большие массивы с обязательной повторной затравкой на следующий год около 10% площади (вблизи посевов).

Опыт, полученный в Казахстане, показывает, что обработку больших площадей целесообразно поручать специальным отрядам по 25 человек в каждом, снабженным шестью автомобилями и необходимым инвентарем. Такой отряд за сезон затравливает около 60 тыс. *га*, что подавляет вредоносность сусликов на площади до 150 тыс. *га*. Опыт Казахстана вполне приемлем для Поволжья, Оренбургской и Ростовской областей. Для всех этих районов совещание рекомендовало сочетать обработку площадей, примыкающих к посевам, с затравливанием удаленных от них массивов. Объем обработок на этой территории должен быть увеличен в 2—3 раза и доведен в 1958—1959 гг. до 12 млн. *га* в год. В таком случае удастся подавить вредоносность сусликов в этих районах за 5—6 лет.

На Украине суслики также причиняют большой вред, уничтожая до 5% урожая, хотя и не занимают больших сплошных массивов. Опыт, проведенный в Межевском районе Днепропетровской области, показал, что обработанные площади остаются свободными от сусликов минимум 2 года. Разбрасывание приманки по поверхности почвы здесь зачастую недопустимо, так как невозможно запретить выпас скота или доступ на пастбища домашней птицы на длительный срок. Учитывая это, а также бо́льшую обеспеченность рабочей силой Украины, Молдавии, Центральной черноземной полосы, Предкавказья, совещание рекомендовало использовать здесь засыпку приманки в вертикальные норы сусликов. На посевах, где вертикальных нор нет, допустим выброс приманки у наклонных нор или засыпка ее в них. Разброс приманки с автомобилей рекомендуется применять здесь только на землях госфонда. Ежегодно до 1960 г. в этой зоне намечено обрабатывать 12 млн. *га*, а затем — 1 млн. *га*.

Большое внимание совещание уделило анализу накопленных научными и производственными учреждениями материалов о влиянии различных приемов приманочного метода борьбы с сусликами на домашних и полезных диких животных. Установлено, что приманочный метод совершенно безопасен для домашних млекопитающих, случаи отравления которых отмечаются только при нарушениях правил хранения ядов и работы с приманкой. Очень подвержена отравлению приманкой домашняя птица, особенно при небрежном обращении с приманкой, завозе или заносе ее в населенные пункты с одеждой и транспортом.

Хищники (млекопитающие и птицы) не могут отравиться при уничтожении грызунов, погибших от фосфида цинка, так как не поедают желудки грызунов, где сохраняется яд. Ежи не отравляются, даже поедая грызунов вместе с кишечником. Насекомоядные птицы и птицы со смешанным питанием также не страдают от приманочного метода. Жаворонки, например, благополучно выводят птенцов на затравленных площадях. Иногда, правда, отмечается разорение гнезд жаворонков хищниками, временно привлекаемыми на затравленные площади погибшими сусликами.

Совещание поручило ВИЗР разработать новые инструкции по борьбе с сусликами, обеспечивающие безопасность полезной фауны и домашних животных.

В качестве очередных задач совещание выдвинуло следующие.

1. Дальнейшую рационализацию системы мероприятий по подавлению вредной деятельности сусликов и мероприятий, предотвращающих восстановление их численности на затравленных площадях.

2. Внедрение в производство эффективных и рентабельных приемов автоматического разброса отравленной приманки.

3. Изыскание новых ядов против грызунов и разработку приемов их использования.

4. Оценку влияния истребительных мероприятий по борьбе с сусликами на дикую фауну.

Совещание подчеркивает, что на ближайшие годы основными приемами борьбы с сусликами должны быть те, которые уже прошли всестороннюю проверку и обеспечивают подавление вредной деятельности грызунов. ВАСХНИЛ предполагает опубликовать материалы совещания.

И. Я. Поляков

Молев Е. В. Материалы о кровососущих мокрецах рода Culicoides речной поймы Владимирской области 945
Тамарина Н. А. Методика лабораторного разведения синей мясной мухи Calliphora erythrocephala Mg. 946
Межжерин В. А. К вопросу о питании обыкновенной и малой бурозубок (Sorex araneus L. и Sorex minutus L.) 948

Рецензии

Карташев Н. Н. Рецензия на «Труды бюро кольцевания», вып. IX, 1957 . . 954
Кучерук В. В. Рецензия на «Труды Среднеазиатского научно-исследовательского противочумного института», вып. 3, 1956 956
Хроника и информация 959

CONTENTS

Arnoldi K. V. and Ghilarov M. S. Soil fauna of Mediterranean habitats of the North-Western Caucasus and its significance for the characteristics of these latter 801
Melnikov G. B. and Lubyanov I. P. Formation of zooplankton and benthal fauna of Simferopol water reservoir in the Crimea 820
Su De-lon. Responses of the Molluscs Oncomelania hupensis to light . . . 832
Jaschnov W. A. Origin of the species Calanus finmarchicus s. l. 838
Zalessky G. M. Morpho-functional causes of wing-folding in Palaeoptera . . 845
Ruzayev K. S. Materials on bioecology if Otiorrhynchus turca Boh. . . . 855
Timofeyev M. A. Ecological role of ants when applying grain baits to control susliks 866
Nikitina I. A. The role of suprapharyngeal and subpharyngeal ganglia in the instinct of cocoon spinning of Antheraea pernyi 875
Bukhirev A. I. and Ussoltsev E. A. On the history of ichthyofauna in the basin of the Kama 884
Mazhuga P. M. Some morpho-functional peculiarities of blood vessels in Mammals and Birds 899
Rustamov A. K., Sukhinin A. N., Shcherbina E. I. Population density and reproduction of predatory birds and foxes in connection with the population density of Rodents in Southern Turkmenia 917
Krassovsky L. I. and Troitsky G. A. Peculiarities of autumnal feeding of hazel-grouse in a year of failure of berries 926
Shilova S. A., Troitsky V. B., Malkov G. B., Belkovich V. M. The role of the mobility of forest mouse-like Rodents in the distribution of Ixodes persulcatus P. Sch. in the nidi of spring-summer encephalitis 931

Notes and Comments

Miloslavskaya N. M. New warm water Molluscs in the fauna of Eastern Murman 939
Shluger E. G. and Sosnina E. F. On finding a species new for the fauna of the USSR — Gahrliepia (Schoengastiella) ligula (Radford, 1946) (Acariformes, Gahrliepiinae) 942
Molev E. V. Material on blood-sucking Culicoides of a bottomland in Vladimir region 945
Tamarina N. A. Technic of rearing Calliphora erythrocephala Mg. in laboratory 946
Mezhzherin V. A. On feeding habits of Sorex araneus L. and S. minutus L. . 948

Reviews

Proceedings of the Bureau of Banding, issue IX, 1957, Reviewed by N. N. Kartashev 954
Proceedings of the Central Asiatic Research Anti-Plague Institute, issue 3, 1956. Reviewed by V. V. Kucheruk 956
Chronicle and Information 959

Технический редактор Д. А. Фрейман-Крупенский

Т-05759 Подписано к печати 17. VI. 1958 г. Тираж 2700 экз. Зак. 3075
Формат бумаги 70×108 1/16. Бум. л. 5 Печ. л. 10,37+1 вкл. Уч.-изд. л. 16,1

2-я типография Издательства Академии наук СССР. Москва, Шубинский пер., 10

Цена 15 руб.

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

КОНТОРА «АКАДЕМКНИГА»

Имеются в продаже новые книги:

Вопросы физиологии и патологии нервной деятельности (Труды Института физиологии им. И. П. Павлова. Том 6). 1957. 534 стр., 4 вкл.. Ц. 32 р. 30 к.

ДАРВИН Ч. Воспоминания о развитии моего ума и характера. (Автобиография). Дневник работы и жизни. Полный перевод с рукописей Ч. Дарвина, вступительная статья и комментарии С. Л. Соболя. 1957. 251 стр., 8 вкл. Ц. 8 р. 35 к.

Котилозавры и батрахозавры верхней перми СССР. (Труды Палеонтологического института. Том 68). 1957. 109 стр., 2 вкл. Ц. 6 р.

КОШТОЯНЦ Х. С. Основы сравнительной физиологии. Том II. Сравнительная физиология нервной системы. 1957. 643 стр. Ц. 35 р. 70 к.

Материалы по эволюционной физиологии. Под редакцией Л. А. Орбели. Том II. (Институт эволюционной физиологии имени И. М. Сеченова). 1957. 234 стр. Ц. 15 р. 80 к.

НЕКРАСОВ А. Д. Чарлз Дарвин. (Научно-популярная серия). 1957. 471 стр., 2 вкл. Ц. 9 р. 35 к.

Новый антибиотик бинан, или натриевая соль усниновой кислоты. Ботанические и медицинские исследования. Сборник. Под редакцией Н. В. Лазарева и В. П. Савича. (Ботанический институт им. В. Л. Комарова). 1957. 224 стр Ц. 10 р. 20 к.

Проблемы физиологии центральной нервной системы. Сборник, посвященный 70-летию со дня рождения академика К. М. Быкова. (Институт физиологии имени И. П. Павлова). 1957. 632 стр. Ц. 38 р. 70 к.

Работы по экологической морфологии рыб. (Труды Института морфологии животных им. А. Н. Северцова. Вып. 20). 1957. 295 стр. Ц. 20 р.

Радиобиология. Биологическое действие ионизирующих излучений. Под общей редакцией А. М. Кузина (Институт научной информации. Серия «Итоги науки». Биологические науки. Вып. 1). 1957. 436 стр. Ц. 19 р.

И. М. Сеченов и материалистическая психология. Сборник статей (Институт философии). 1957. 292 стр., 3 вкл. Ц. 11 р. 40 к.

СТРОГАНОВ С. У. Звери Сибири. Насекомоядные. 1957. 267 стр. Ц. 16 р. 10 к.

Труды всесоюзного гидробиологического общества. Том 8. 1957. 387 стр. Ц. 23 р. 10 к.

Книги продаются в магазинах «Академкнига»:

Москва, ул. Горького, 6; Ленинград, Литейный проспект, 57; Свердловск, ул. Белинского, 71-в; Киев, ул. Ленина, 42; Харьков, Горяиновский пер., 4 6; Алма-Ата, ул. Фурманова, 129; Ташкент, ул. К. Маркса, 29; Баку, ул. Джапаридзе, 13.

Иногородним заказчикам книги высылаются по почте наложенным платежом.

Заказы направлять в контору «Академкнига», Москва, ул. Куйбышева, 8, а также в ближайший из указанных магазинов.